Beiträge zur Phylogenie der Monokotylen,

gegründet auf der Embryosackentwicklung apokarper Nymphaeaceen und Helobien.

—×—

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der

Hohen Philosophischen Fakultät

der

Vereinigten Friedrichs-Universität Halle-Wittenberg

vorgelegt

von

Johannes Nitzschke
aus Petersberg bei Halle a. S.

ACAD. LUGD. BAT. BIBL.

—×—

Halle (Saale)
1914.

Referent: Prof. Dr. **G. Karsten.**

Tag der mündlichen Prüfung: 18. November 1913.

Erscheint auch in: Beiträge zur Biologie der Pflanzen. Begründet von Prof. Dr. Ferd. Cohn, herausgegeben von Dr. Felix Rosen, Band XII, S. 223 ff.

Meinen lieben Eltern

in Dankbarkeit.

Inhaltsübersicht.

Seite

Cabombeen:

Cabomba caroliniana 6

Cabomba aquatica 16

Brasenia purpurea 17

Butomeen:

Limnocharis emarginata 18

Butomus umbellatus 24

Alismataceen:

Alisma Plantago, Echinodorus 27

Literaturnachweis 44

Mit den Fortschritten der mikroskopischen Technik und ihrer wissenschaftlichen Nutzbarmachung, der vergleichenden anatomischen Methode, danken wir der jahrzehntelangen Arbeit unserer namhaftesten Forscher die Kenntnis von den Entwicklungsgrundzügen im gesamten Stamme der Kormophyten. Erst in neuerer Zeit ist die Behandlung dieser weitausholenden Frage etwas zurückgetreten. Andere, enger gefaßte Probleme beherrschen das Feld, Untersuchungen über die systematische Stellung größerer Pflanzenreihen innerhalb der Angiospermen, zur Feststellung ihrer Phylogenie, die sich nicht beobachten, sondern nur aus den sich uns darbietenden Daten erschließen läßt. Aber bei all diesen Gruppen, deren Platz im natürlichen System noch umstritten ist, die bald in mehreren Nachbargruppen verteilt, bald nur des Überblicks wegen künstlich zueinander gestellt und unter einem gemeinsamen Namen „zusammengewürfelt“ werden, fehlen die großen Entwicklungszüge, welche man in der Stammesgeschichte der Kormophyten beobachten kann: die sich immer mehr vermindernde Abhängigkeit von der Gegenwart flüssigen Wassers, die wachsende Anpassung an das Landleben, welche ganz zuletzt erst beim Befruchtungsvorgange eingetreten ist. Dieser Umstand gerade ist es, welcher auch die Beurteilung der Stellung der beiden großen Pflanzenklassen innerhalb der Angiospermen, der Monokotylen und Dikotylen, zueinander erschwert, sie jedoch deshalb nicht minder reizvoll gestaltet. Wohl selten ist die Stellung zweier Pflanzenverbände zueinander so verschieden aufgefaßt worden, wie die der Monokotylen und Dikotylen. Trotz ihrer großen Übereinstimmungen, welche man im ganzen Entwicklungsgange jeder einzelnen Pflanze unschwer feststellen kann, die anderseits schon in der Einordnung in eine gemeinsame Pflanzenabteilung in beredter Weise zum Ausdruck kommen, treten doch sowohl in habitueller, als auch in anatomischer Beziehung mannigfache Verschiedenheiten auf,

sodaß immerhin eine scharfe Scheide zwischen ihnen nicht hinwegzuleugnen ist, wie sie unter den gesamten Angiospermen nicht ihresgleichen findet.

Das Auftreten nur eines Kotyledonen, der seitliche Ansatz der jungen Stammknospe, das Fehlen des sekundären Dickenwachstums, die Reduktion der Hauptwurzel, der Besitz zahlreicher Adventivwurzeln, die sich durch die Ausbildung einer vollkommen differenzierten Kalyptra mittels Kalyptrogentätigkeit vor den Dikotylen auszeichnen, die tiefere Versenkung des Vegetationspunktes, die schwächere Verzweigung des Sproßsystems, die höhere Form der Stipularbildung, die Gestalt und Äderung der Blätter, das Vorherrschen des trimeren, fünfwirtligen Blütenbaues, schließlich die anatomische Beschaffenheit und Anordnung der Gefäßbündel, alles das sind bei den Monokotylen auftretende Merkmale, welche ihre Trennung von den Dikotylen begreiflich machen.

So stellen sich die Monokotylen als eine natürliche, scharf umgrenzte Pflanzenreihe dar. Wo sind sie im System hinzustellen? Diese Frage nach dem Anschluß der Monokotylen an irgend eine andere Pflanzengruppe, von der sie sich phylogenetisch ableiten lassen, ist schon auf den verschiedensten Wegen zu lösen versucht worden. Die Phytopaläontologie wird, so sollte man meinen, nach dem Auftreten der Pflanzen in jüngeren oder älteren Erdschichten ihre entwicklungsgeschichtliche Aufeinanderfolge am ehesten feststellen können. Sie hat aber bisher nur wahrscheinlich gemacht, daß nach den Gymnospermen unter den Angiospermen Monokotylen und Dikotylen etwa zur selben Zeit erscheinen: früh im Mesozoischen oder spät im Paläozoischen. (1)[1]). Da die von der Pflanzenpaläontologie gefundenen Tatsachen bei weitem nicht genügen, auch wegen der Beschaffenheit ihres Arbeitsgebietes — sind doch z. B. die Schichten der Juraformation fast ausschließlich mariner Natur — wohl niemals genügen können, eine Ordnung der Monokotylen und Dikotylen ihrer Entwicklungsfolge nach zu schaffen, so bleibt nur übrig, ihre Phylogenie zu erschließen, die Verschiedenheiten, die in ihrem morphologischen Aufbau, ihrer Gewebeanatomie, der ontogenetischen Entwicklung zum Vorschein kommen, aufzusuchen, miteinander zu vergleichen, auf ihre Ursprünglichkeit hin zu prüfen und den aus dieser vergleichenden Methode sich ergebenden Befund der mehr oder minder großen Ursprünglichkeit als ordnendes Prinzip für ihre Aufeinanderfolge im System auszunutzen.

Seitdem eine Ableitung der Dikotylen von den Monokotylen un-

[1]) Die in Klammern stehenden Zahlen beziehen sich auf die Literaturangaben am Schluß der Arbeit.

möglich erscheint, die Ansicht gesonderter Abstammung beider Gruppen von den Gymnospermen auch endgültig abgelehnt ist, bleibt nur noch die Möglichkeit, den Ursprung für die nicht in allen Vergleichsmerkmalen höher stehenden, aber doch eine eigentümliche, eigenartige Entwicklungsreihe ausprägenden Monokotylen unter den Dikotylen zu suchen. Dann muß aber die Abzweigung verhältnismäßig früh vor sich gegangen sein, alle eigentümlichen Monokotylenmerkmale weisen auf die Polycarpicae als Anknüpfungspunkt ihrer Reihe hin.

Polycarpicae und Helobiae, die niedrigsten Monokotylen, weisen einen ungemeinen Reichtum an Wasserformen auf, und wenn auch diese ökologische Erscheinung keineswegs eine vollkommne Bürgschaft für ihre nähere Verwandtschaft sein kann, so ist sie doch ein Fingerzeig für den Systematiker, daß beide Pflanzengruppen etwa einer gleichen Erdperiode entstammen.

Die Anatomie der Monokotylen mit ihren charakteristischen, zerstreut liegenden, geschlossenen Gefäßbündeln ist dieselbe wie die der Polycarpicae, wo das Fehlen kambialer Tätigkeit vornehmlich die Nymphaeaceen ohne Ausnahme auszeichnet, während diese Gesetzmäßigkeit den Ranunculaceen und Berberidaceen nicht in gleicher Weise zukommt. Am besten tritt dieser Monokotylentypus der Gefäßbündel bei dem Blütenschafte von Nelumbium zutage.

Zur Bestimmung von Verwandtschaft im Pflanzenreiche werden neben der sonstigen Anatomie mit gutem Rechte der Bau der Blüte, die Anordnung ihrer Teile, ebenso ihre Entwicklung bis zur Fruktifikation und der Ausbildung des Embryos, schließlich auch die Keimung der Samen als Beweisstücke herangezogen. Auch hierin lassen sich bei den Helobiae und Polycarpicae mannigfache Übereinstimmungen feststellen: Die zum Teil noch spiralige Anordnung der Blütenorgane bei manchen Helobiae liefert ein zwingendes Beweisstück, sie an die Polycarpicae anzuschließen, der trimere, fünfwirtlige Bau, ein Charakteristikum der Monokotylenblüte, ist bereits bei der zu den Nymphaeaceen gehörigen Cabomba vorhanden. Vollkommen freie Fruchtblätter, welche bei Dikotylen weit häufiger sind, zeichnen sowohl unter den Monokotylen die niedrigst stehende Gruppe der Helobiae aus, wie sie auch Eigentümlichkeit vieler Polycarpicae, von den Nymphaeaceen im besonderen der Gattungen Cabomba und Brasenia sind. Hier besteht also auch kein Hinderungsgrund, die Monokotylen in die Nähe der Polycarpicae zu stellen.

Die innere Beschaffenheit der Fruchtblätter, besonders die Zahl und Insertion der Samenanlagen, ist meines Erachtens auch ein systematisches Merkmal von nicht zu unterschätzender Bedeutung: bei Limnocharis und Butomus sind die Samenanlagen über die gesamten inneren Seitenflächen des Karpells verteilt und nicht bloß auf die

Karpellränder als Entstehungsort beschränkt, eine Erscheinung, welche wir auch bei den Nymphaeaceen unverändert wiederfinden.

Von den weiteren Entwicklungsvorgängen der Samenanlage interessiert hier besonders die Bildung des Embryos und weiterhin die Keimung des Samens. Miß Ethel Sargant (25) hat Keimlinge von Ranunculaceen und Monokotylen verglichen und ist durch Beobachtung des Gefäßbündelverlaufs zu dem Resultat gekommen, daß der eine Kotyledo der Monokotylen durch Verwachsung von zwei seiner Art entstanden ist. Sie hat auch Keimlinge von verschiedenen Ranunculaceen beibringen können, bei denen dieser Verwachsungsprozeß schon eine ziemliche Vollendung erreicht hatte. Jedoch sprechen meiner Meinung nach anatomische Beobachtungen dagegen, die Monokotylen direkt an die Ranunculaceen anzuschließen, besonders die Morphologie und Anatomie der Samenanlagen. Miß Sargant gibt ja auch selber zu, daß die Frage offen bleiben müsse, ob der Kotyledo der Monokotylen wirklich auf diese Art entstanden ist, oder ob er auf demselben Wege in verschiedenen Perioden entstanden, die Abstammung der Monokotylen von verschiedenen Dikotylen wahrscheinlich macht. Nun haben Lyon und Cook (19, 6) ähnliche Erscheinungen, wenn auch nicht in so ausgeprägtem Maßstabe wie bei den Ranunculaceen, bei den Nymphaeaceen gefunden. Der Embryo von Nelumbo und Nymphaea advena weist eine Verwachsung der Kotyledonen zu einem Ringwall auf, und dadurch wird auch die Plumula seitlich verschoben; seitdem diese Beobachtungen durch Vergleichung der Präparate von Schaffner (27) nachgeprüft, und damit sowohl die Ähnlichkeit von Nelumbium und Nymphaea advena als auch der sich dem Monokotylentypus nähernde Charakter des Embryos nicht mehr fraglich zu sein scheint, gewinnen die Bestrebungen immer mehr an Boden, welche die Polycarpicae, im besonderen die Nymphaeaceen als Ausgangspunkt für die Monokotylen ansehen wollen.

Herrn Professor Dr. G. Karsten bin ich für die Anregung zu großem Danke verpflichtet, einen neuen Weg zu beschreiten, um der Phylogenie der Monokotylen auf die Spur zu kommen. Es soll durch direkten Vergleich der Entwicklungsgeschichte des Embryosackes der niedrigsten Monokotylen und der in Frage kommenden Dikotylen versucht werden, zur Lösung des vielumstrittenen Problems einen Teil beizutragen. Das scheint von vornherein ein aussichtsloses Unternehmen zu sein, wo wir einmal über die Phylogenie der Angiospermenblüte wegen Fehlens der Zwischenglieder schlecht unterrichtet sind, anderseits über die phylogenetische Bedeutung des Embryosackes und seiner Teile der Kampf mehrerer, sich vollkommen widersprechender Meinungen noch lange nicht entschieden ist. Ja selbst über die für die Entwicklung des Embryosackes in zweiter Linie wichtigen Organe,

z. B. über die Integumente, können wir, was ihre morphologische Bedeutung, mit anderen Worten, ihre Homologien mit den Organen der Pteridophyten angeht, nichts Bestimmtes aussagen. Die Ursprünglichkeit eines einfachen Integumentes ist keineswegs über allen Zweifel erhaben, schließlich kann es, wenn man annimmt, daß eine ureigenste Bildung der Angiospermen vorliegt, auch durch Reduktion aus dem zweifachen entstanden sein. Ebenso machen die Deutungen der Embryosackteile große Schwierigkeiten: die Synergiden, die Antipoden sind in ihrer Homologie zu den Formationen der Gymnospermen und Pteridophyten noch so umstritten, daß man A. Ernsts skeptische Bemerkung sehr wohl verstehen kann: „nach dem bisherigen Stande unserer Kenntnisse ist es wenig wahrscheinlich, daß die Entwicklungsvorgänge im Embryosacke wesentliche Merkmale zur Feststellung der Beziehungen der Angiospermen untereinander und zu den Gymnospermen liefern werden“ (10). Es ist wohl wahr, daß große Übereinstimmungen unverkennbar sind, daß ein gemeinsamer Zug in der Entwicklungsgeschichte aller Embryosäcke liegt; und doch muß auch der Embryosack, wie jedes andere Pflanzenorgan, seine Geschichte haben, muß einfache und abgeleitete Formen zeigen, nur sind bisher zu wenig Fälle untersucht, welche eine Vergleichung der Embryosäcke erlauben, und unsere Kenntnisse zu eng, um mit absoluter Sicherheit Abgeleitetes von Ursprünglichem zu unterscheiden. Aber trotz der vielfachen Übereinstimmungen zeigt der Embryosack oft ganz klassische, vom Normaltypus abweichende Formationen, und so hat er schon manches Mal dazu beitragen helfen, Licht in die Phylogenie zu bringen, hat sich schon in seinen ausgeprägten Formen als ein Kriterium für die Angehörigkeit zu einer Familie erwiesen, man vergleiche nur die embryologischen Verhältnisse bei den Podostemaceen, Commelinaceen, Gunnera, Pandanaceen. Auch in der Erscheinung der Chalazogamie scheint ein systematisches Merkmal von Bedeutung vorzuliegen. Vielleicht lassen sich auch für die den Übergang zu den Monokotylen vermittelnden Pflanzengruppen in der Entwicklung des Embryosackes Anklänge finden, Anzeichen von Ursprünglichem und Abgeleitetem, unter Umständen könnte auch ein negatives Resultat von Interesse für die phylogenetische Forschung sein.

Unter den Polycarpicae wurden die Nymphaeaceen zur Untersuchung ausgewählt und unter diesen die Cabombeen Cabomba und Brasenia, welche mit ihren apokarpen Gynäceen, welches bei Brasenia noch azyklisch (27) angeordnet ist, sich zur Genüge als ursprünglich ausweisen. Unter den Monokotylen nehmen die Helobiae die niedrigste Entwicklungsstufe ein, unter ihnen repräsentiert sicherlich Limnocharis mit seinen vielen freien, griffellosen, dicht zusammengedrängten Karpellen den am tiefsten stehenden Typus; Butomus zeigt die Karpell-

zahl bereits fixiert, nimmt also eine höhere Stellung in der Reihe der Helobiae ein. Ebenso wurden einige Vertreter der Alismataceen zur Untersuchung herangezogen, Alisma Plantago und Echinodorus. Es ist ja bekannt, daß einige Alismataceen noch über eine schraubelige Stellung der Blütenteile verfügen und so direkt den Anschluß an die Polycarpicae zu vermitteln scheinen.

Ich habe mein Material zum größten Teile in dem Botanischen Garten der Universität Halle in den Jahren 1912 und 1913 gesammelt. Herr Professor Goebel hatte die große Güte, mir sein Material von Cabomba aquatica, welches er in Britisch Guyana gesammelt hatte, ebenso Blüten von Limnocharis emarginata aus dem Botanischen Garten in München zu überlassen. Mit derselben Freundlichkeit stellte mir Herr Geheimrat Engler und Herr Geheimrat Urban-Berlin einige Brasenia-Pflanzen und Brasenia-Blüten zur Verfügung. Ich bin den genannten Herren für ihr Entgegenkommen und ihre Liebenswürdigkeit zu größtem Danke verpflichtet.

Die Methode der Fixierung war, wo nicht anders angegeben, nach Flemming angewandt, gefärbt wurde mit Safranin und Gentianaviolett, oder weit häufiger mit Delafieldschem Hämatoxylin und Eosin.

Cabombeen.

Cabomba caroliniana.

Von der Gattung Cabomba konnte ich die beiden Spezies Cabomba caroliniana und aquatica untersuchen.

Das Material für Cabomba caroliniana habe ich im Botanischen Garten zu Halle im Sommer 1912 und 13 gesammelt. Fixiert wurde zu allen möglichen Stunden, hauptsächlich am frühesten Morgen, um möglichst reichlich Kernteilungsstadien zur Verfügung zu haben, da sich oft Chromosomenzählen als erforderlich erwies.

Die Cabomba wird in Halle jedes Jahr aus überwinterten Stecklingen im Viktoriahause in flachen Becken mit zum großen Teil aus Sand bestehendem Boden gezogen. Sie wächst ungemein schnell und blüht sehr reichlich. Besonders dort, wo sie unter großen Blättern, z. B. anderer Nymphaeaceen, versteckt wächst und ihre Knospen sich kletternd den Weg durch die Blattdecke zur Oberfläche suchen müssen, entfaltet sie große, schön entwickelte Blüten.

Äußerlich schon haben diese ein ganz verschiedenes Aussehen. Regelmäßig sind sechs weiße Perigonblätter in zwei Kreisen vorhanden, welche gewöhnlich alle gleichmäßig ausgebildet sind. In nicht seltenen Fällen tritt jedoch eine Umgestaltung ein. Entweder sind alle drei Blätter eines Ringes in ihrer Größe hinter denen des andern zurückgeblieben, oder eines der drei Blätter eines Kreises hat sich ver-

längert, die beiden andern noch dazu verkürzt, sodaß der aktinomorphe Blütenbau unterdrückt und einem dorsiventralen gewichen zu sein scheint. Häufig ist auch das Fortfallen eines Karpells, — drei sind gewöhnlich vorhanden — ebenso häufig mindestens, wie die in Bezug auf Größe ungleiche Entwicklung der Blütenblätter.

Es mußte auffallen, daß es trotz langjähriger Arbeit niemals bisher gelungen war, aus den bestäubten Blüten der Cabomba caroliniana keimfähige Samen zu erzielen. Ich habe die Versuche in den Jahren 1912 und 13 bei etwa hundert Blüten wiederholt, aber trotz aller Vorsichtsmaßregeln mit demselben negativen Erfolge. Nur ein einziges Mal zeigte sich eine deutliche Verdickung eines Karpells, welche sich jedoch bei mikroskopischer Untersuchung nur als eine Anschwellung des Nucellusgewebes herausstellte.

An morphologische Eigentümlichkeiten könnte man in erster Linie denken, welche dem Eindringen des Pollenschlauches und der Befruchtung hinderlich sein würden, jedoch stellte sich gerade heraus, daß die Narbe reichlich Papillen besitzt, an denen die Pollenkörner gut haften, sogar auf den Mikrotomschnitten konnte man sie zwischen ihnen liegen sehen. Außerdem besitzt jedes Karpell einen Gang, welcher es bis zur Narbe hinauf durchzieht, sodaß dem Pollenschlauche ein bequemer Weg zu den Samenanlagen zur Verfügung stände. Immer konnte man diese Höhlung verfolgen, nirgends zeigte sie eine Spur von Verwachsung oder eine Schließung ihrer Öffnung, wodurch dem Wachstum des Pollenschlauches Einhalt geschehen könnte.

Dagegen waren die Pollenkörner auf der Narbe nicht gekeimt, nur in einigen wenigen Fällen zeigte sich nach vielen Tagen eine Spur eines Pollenschlauches, der jedoch das Pollenkorn kaum an Länge übertraf und sein Wachstum bald eingestellt hatte. Die Schuld konnte, da mechanische Hindernisse ausgeschlossen waren, nur an der Pollenentwicklung liegen. Bei der Untersuchung ergab sich folgendes: Es entstehen in dem sporogenen Gewebe der Anthere eine ganze Reihe von Pollenmutterzellen, welche ganz regelmäßig, wie durch Chromosomenzählen[1]) festgestellt wurde, die Reduktions- und Tetradenteilung eingehen. Die vier enstehenden Pollen umgeben sich mit Membranen. Dann aber bricht die Entwicklung meistenteils aus ganz unerklärlichem Grunde ab. Der Pollenkern, welcher sich bei Cabomba aquatica noch bei ungeöffneter Anthere weiter teilt, sodaß zwei Kerne resultieren, unterläßt bei Cabomba caroliniana diesen Teilungsschritt, holt ihn auch in späterem Stadium nicht nach und schneidet sich damit die Aussicht auf eine weitere Entwicklung ab. Nur in seltenen Fällen wurden auch zwei Kerne im Pollen gefunden. So ist es auch

[1]) Diploide Chromosomenzahl 24, haploide Chromosomenzahl 12.

erklärlich, daß die Blüte, nachdem sie längere Zeit geöffnet gewesen ist, wieder unter Wasser sinkt, ohne daß die Antheren zum Entlassen des Pollens aufgesprungen sind. So ist zum Teil schon in diesen Umständen der Grund für das Mißlingen der Befruchtungsversuche zu finden.

Bei weitem ungleichmäßigere Verhältnisse fanden sich in der Ausbildung und dem endgültigen Bau des Embryosackes vor. Eine Beobachtung über den Embryosack und seine Entstehung liegt vor in Raciborskis (22) Arbeit für Cabomba aquatica, Cook (6) behandelt summarisch mit andern Nymphaeaceen zusammen auch Cabomba pihauiensis. Für Cabomba caroliniana kommt in der Literatur nur eine Notiz in Raciborskis oben zitierter Arbeit in Betracht.

Die Untersuchungen ergaben noch eine Reihe von anderen Resultaten, vorerst die normale Entwicklung des Embryosackes: Schon früh zeigen sich in der Höhlung des Fruchtblattes flache Höcker (Fig. 1)[1], unter deren Epidermis eine Zelle deutlich durch Größe und dichten Plasmainhalt, wie durch Mächtigkeit ihres Kernes leicht festzustellen ist: die junge Archesporanlage. Diese kleinen Erhebungen wölben sich weiter vor, neigen sich dem Blütenboden zu, während zugleich die Höhlung des Karpells größer und größer wird. Die Krümmung, welche die Samenanlage zu einer anatropen macht, wird lediglich durch eine Streckung ihrer äußeren Seite bewirkt und beginnt zu der Zeit, wo die Integumente sich aus dem meristematischen Zustande des Gewebes herauszusondern anfangen und ihr Entstehungsort gerade an ihren Initialzellen erkannt werden kann. Dann schneidet die hypodermale Zelle eine Schwesterzelle nach außen hin ab (Fig. 2), die Tapetalzelle, welche sich durch Teilung schließlich auf sechs bis acht ihrer Art vermehren kann. Die junge Embryosackmutterzelle vergrößert sich auf Kosten der umliegenden Nucelluszellen (Fig. 3), die Schichtzellen bleiben unverletzt. Während dieser Zeit ist die Anlage vollständig anatrop geworden, die zweischichtigen, doppelten Integumente haben sich über dem Nucellus

Fig. 1.
Cabomba caroliniana.
Karpell mit jungem Archespor.
Vergr. 450.

[1]) Alle Figuren sind der Lage der Organe im Karpell entsprechend gleichmäßig orientiert, der Blütengrund ist dem Beobachter zu-, die Narbe ihm abgewandt. Die Figuren sind der als Beobachtungsvergrößerung angegebenen Zahl gegenüber auf $^4/_5$ verkleinert.

fast geschlossen und stehen kurz vor dem Abschluß ihres Wachstums. Nun erst tritt die Reduktion des diploiden Kernes in der Embryosackmutterzelle ein. Diese zeigt von der sonst bei Embryosackentwicklungen auftretenden, als Typus zu bezeichnenden Reduktions- und Tetradenteilung, mannigfache interessante Abweichungen. Nur in wenigen Fällen treten, dem Normaltypus ensprechend, vier hintereinander liegende Makrosporen auf (Fig. 4), meistenteils geht die Teilung so vor sich, daß zwei Makrosporen in der Achse der Anlage und zwei senkrecht zu ihr ausgebildet werden (Fig. 5)[1]), sodaß es

Fig. 2.
Cabomba caroliniana. Samenanlage — Embryosack-Mutterzelle. Vergr. 400.

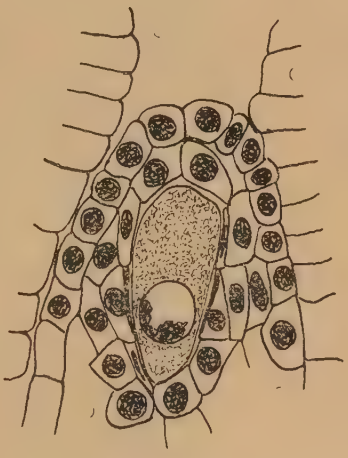


Fig. 3.
Cabomba caroliniana. Synapsis, Verdrängung des Nucellus durch die Mutterzelle. Vergr. 500.

beim eintretenden Ruhezustande der Kerne in bestimmter Schnittlage wirklich den Anschein hat, als würden nur ihrer drei angelegt, wie es auch Raciborski und Cook angeben, besonders da die Tetradenbildung im Stadium der homöotypischen Teilung nicht immer gleichzeitig vor sich geht. Jedoch läßt sich regelmäßig in den benachbarten Schnitten ein vierter Kern nachweisen, was um so leichter ist, als die Kerne, an und für sich schon groß, sich durch den Bau ihres Plasmagerüstes leicht erkennbar aus der Menge der vegetativen Nucelluskerne hervorheben.

Bei der nun eintretenden Verdrängung der funktionslosen Tetradenzellen haben in vielen Fällen zwei der Makrosporen das Bestreben,

[1]) Diese Form der Tetradenbildung ist im weiteren als T-Form bezeichnet.

sich zum Embryosacke auszubilden. (Fig. 4.) Das geht sogar so weit, daß in den einzelnen Makrosporenzellen schon Teilungen der reduzierten Kerne vor sich gehen (Fig. 4), obwohl noch keiner der Konkurrenten den andern ganz verdrängt hat. Schließlich erreicht jedoch nur eine Makrospore, meistenteils die unterste, das Ziel (Fig. 6), auch in dem Falle, daß in der oberen schon die Keimung vor sich gegangen ist (Fig. 4). Es ist interessant, daß ähnliche Zustände auch bei dem den Cabombeen nahestehenden Nelumbium von H. York (34) festgestellt sind.

Der primäre Embryosackkern teilt sich am oberen Ende des Embryosackes in charakteristischer Lage weiter (Fig. 7), sodaß schließ-

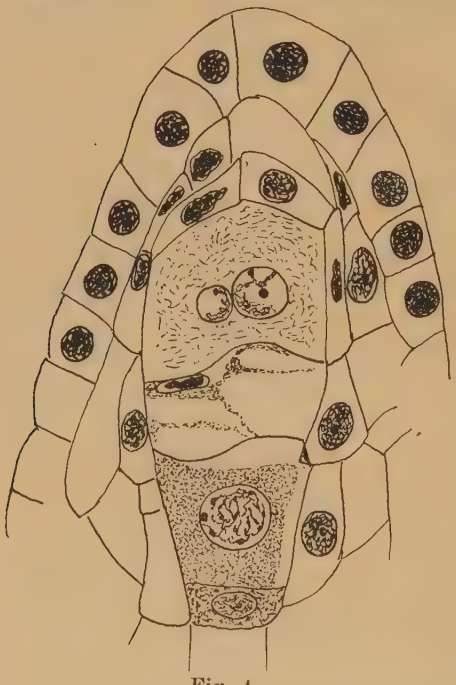


Fig. 4.
Cabomba caroliniana.
Vier Makrosporen, unterste und mittelste vor Resorption, in der oberen schon Keimung, vorletzte kurz vor diesem Stadium. Vergr. 1000.

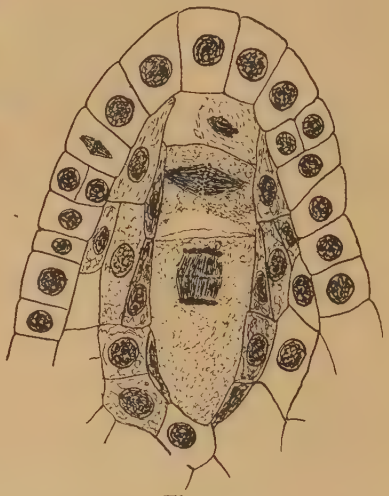


Fig. 5.
Cabomba caroliniana.
Bildung der Reduktionstetrade.
Vergr. 500.

lich dort vier Kerne vorhanden sind, von denen sich einer mit dem entsprechenden Kerne aus der Antipodenregion zum sekundären Embryosackkerne zusammenschließt. Die die Zellbildung abschließende Umwandung des Eies und der Synergiden tritt erst nach der Verschmelzung der Polkerne ein, oft unterbleibt sie überhaupt.

Der Antipodenapparat bleibt nur in den allerseltensten Fällen völlig erhalten, er degeneriert sehr schnell oder wird von dem umgebenden Plasma resorbiert, sodaß man in ganz seltenen Fällen

Antipodenkerne, meistenteils nur zwei oder drei als Reste der Antipodengruppe sich kennzeichnende, stark färbbare Plasmaklumpen am unteren Ende des Embryosackes erkennen kann, Zellwände um die Antipodenkerne sind niemals beobachtet worden.

Ganz selten kommen jedoch regelmäßig gebaute Embryosäcke zur Ausbildung. Eine Blüte kann fertig entwickelt sein, sie kann sogar blühen und die im Jugendzustande eng aneinander anliegenden Fruchtblätter entfaltet haben, und doch findet man, daß die Entwicklung des Embryosackes mit der der Blüte keinen Schritt gehalten hat, sondern weit dahinter zurückgeblieben ist. Garnicht selten macht

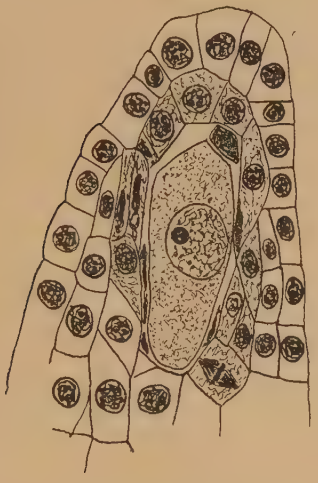


Fig. 6.
Cabomba caroliniana.
Junger Embryosack, die letzte gleichwertige Makrospore und einen Teil des Nucellus verdrängend. Vergr. 500.

Fig. 7.
Cabomba caroliniana.
Teilung des primären Embryosackkernes.
Vergr. 900.

man die Beobachtung, daß in nach Größe und Wachstum vollkommen ausgebildeten Samenanlagen die Embryosackmutterzelle überhaupt nicht zur weiteren Entwicklung gekommen ist, ja oft nicht einmal den ersten Teilungsschritt, die Abgabe der Parietalzelle, unternommen hat. Ihr Kern hebt sich durch seine Dicke unverkennbar von den übrigen vegetativen Kernen des Nucellus ab, liegt in einer an Größe und Plasmareichtum wohl ausgestatteten, deutlich hervortretenden Zelle und ist doch nicht weiterentwickelt. Die Ursache für diese Erscheinung ist nicht einzusehen. Anderseits findet man auch im Embryosacke einer reifen Samenanlage erst den primären Kern nicht fortentwickelt. (Die betreffenden Blüten waren bereits geöffnet, z. T. sogar schon im Abblühen begriffen.)

Andere Unregelmäßigkeiten sind solche, die man unter der Bezeichnung „Schrumpfungen“ zusammenfassen kann: der Nucellus ist von der Integumentenhülle, an der er sonst fest anliegt, abgehoben — einer Zellplasmolyse ähnlich — und zeigt, ebenso wie der Embryosack, Merkmale einer beginnenden Desorganisation. Nicht nur, daß die Lage der Kerne im Embryosacke eine wesentlich veränderte ist, daß der Eikern z. B. in den seltensten Fällen eine tiefere Lage einnimmt als seine beiden Synergiden, auch die Struktur der Sexualkerne gibt ihre Unfähigkeit, die Befruchtung zu vermitteln, deutlich zu erkennen. Das Plasma zeigt keinerlei Differenzierung mehr, ist auseinander gerissen, liegt in Fetzen in der Höhlung des Embryosackes, ist oft auch in einen Klumpen zusammengeballt, außerdem nimmt es auch eine Färbung an, welche es deutlich von gesundem Plasma unterscheiden läßt (Fig. 8).

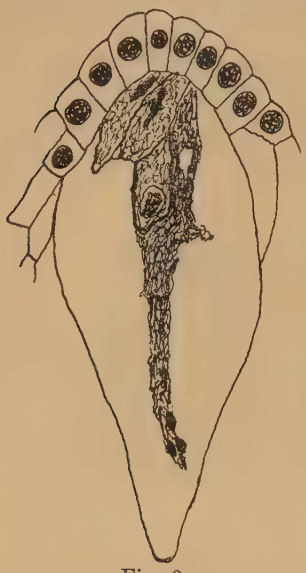


Fig. 8.
Cabomba caroliniana.
Degenerierender Embryosack.
Vergr. ca. 300.

Die letzten Beobachtungen sind nicht auf schlechte Fixierung des Materials zurückzuführen oder auf unregelmäßige Färbung der Schnitte. Schon der Umstand, daß normale und geschrumpfte Embryosäcke in demselben Karpell lagen, schließt die Möglichkeit einer unzureichenden Fixierung aus, anderseits wurden alle die Blüten unberücksichtigt gelassen, an denen sich nicht mehr durch Vergleich der mit der gleichen Lösung zur selben Zeit fixierten Blüten die Wirkung des Flemminggemisches unzweifelhaft feststellen ließ.

Es erhellt jedenfalls aus den Beobachtungen, daß ein Befruchtungsversuch mit derartig unentwickelten Pollen und in ihrer großen Mehrzahl degenerierenden Embryosäcken von vornherein scheitern mußte. Cabomba caroliniana ist eben vollkommen apogam geworden, sie setzt alle ihre Kraft zur Erhaltung der Art in die vegetative Propagation. Dafür spricht auch neben dem Verkümmern des Sexualapparates die Reduktion der Tragblätter aus kreisrunden, schildförmigen, wie bei Cabomba aquatica und Brasenia, zu kleinen pfeilförmigen oder länglichen Gebilden. Mögen Tragblätter nur dazu dienen, die Blüte über Wasser zu halten, oder dazu, den Transspirationsstrom für die Blüte zu erhöhen, immerhin spricht auch die Reduktion dieses Nebenorganes der Blüte dafür, daß die Pflanze, auf sexuelle Fortpflanzung verzichtend, sich nur noch vegetativ vermehrt.

Daß sich Cabomba caroliniana nur hier unter den günstigen Bedingungen eines Viktoriahauses in der geschilderten Weise entwickelt, im Mutterlande aber fruktifikationsfähig ist, diese immerhin bestehende Möglichkeit halte ich in diesem Falle für ausgeschlossen. Die kleinen reduzierten Tragblätter werden auch für die Pflanzen aus dem Mutterlande beschrieben, außerdem hat Raciborski festgestellt, daß sich die in Häusern kultivierten in nichts von den im Freiland lebenden Individuen unterscheiden.

Ein anderer Vorgang, welcher die Entwicklung des Sexualapparates besonders interessant macht, ist die Ausbildung mehrerer gleichwertiger Embryosäcke. Diese Erscheinung deckt sich keinesfalls mit der anderen schon beschriebenen, wo nach der Reduktion der Embryosackmutterzelle zwei von den Makrosporen nach Verdrängung ihrer Schwesterzellen noch lange Zeit ihre Gleichwertigkeit bewahren, wo jede Kernteilungen eingehen kann, bis doch schließlich nur eine der beiden Rivalinnen durch stetige Zellvergrößerung und Anreicherung von Plasmamasse es erreicht, die schwächere zu unterdrücken und sich selbst zum Embryosacke auszubilden. DieEntwicklung mehrerer Embryosäcke nebeneinander zeigt schon in den jüngsten Stadien der Samenanlagenausbildung ihre Anfänge. Zwar zu der Zeit, wo die Archesporzelle noch mitten im Gewebe des Karpelles liegt (Fig. 1), ist von verschiedenen Embryosäcken noch nichts zu sehen, höchstens, daß ein Archespor größer ist als ein anderes gleichen Alters; erst, wenn die jungen Samenanlagen ein Stück in die Höhlung des Karpells hineinragen, tritt die Bildung mehrerer Embryosackanlagen auf: die primäre Archesporzelle teilt sich transversal. So können durch stetige transversale Teilung zwei, drei, schließlich vier Archespore entstehen (Fig. 9), eine höhere Anzahl ist nicht beobachtet worden. Die Teilungen der Archesporkerne zeichnen sich durch die größere Chromatinmasse aus und sind mit vegetativen Teilungen im nebenliegenden Gewebe unmöglich zu verwechseln. (Man vergleiche in Fig. 9 die Spindel des Archesporkernes mit der vegetativen, rechts oben liegenden.) Die entstehenden Archesporzellen geben ganz regelmäßig Schichtzellen ab und wachsen tief in das Gewebe des Nucellus hinein. Man konnte überhaupt regelmäßig die Beobachtung machen, daß die in Mehrzahl ausgebildeten Embryosäcke oder ihre Mutterzellen größer waren als die einfachen Embryosäcke. (Zum Vergleich Fig. 3 und 10, Fig. 5 und 11 b.) Ich führe dies auf eine Einwirkung der Ernährungsverhältnisse zurück. Dort, wo zwei Embryosackanlagen sich in die von der Chalaza kommenden Nährstoffe teilen müssen, wird jede möglichst nahe an die Nährstoffquelle zu gelangen suchen, oder vielleicht durch ein Vorbeiwachsen an der Nebenanlage dieser die Hauptmasse ihrer Nahrung abzuschneiden und sie dadurch nicht nur im Längenwachstum, sondern

auch in ihrer Nahrungsaufnahme zu übervorteilen suchen. So ist vielleicht aus diesem Kampfe um die Nährstoffe die mächtige Ausbildung der mehrfachen Embryosäcke zu erklären. So konnte ich auch häufig

Fig. 9.
Cabomba caroliniana.
Bildung der mehrfachen Archespore.
Vergr. 500.

Fig. 10.
Cabomba caroliniana.
Vier Embryosackmutterzellen, zwei kurz vor Reduktionsteilung, d. beiden mittleren zerdrückt.
Vergr. 500.

Fig. 11a.
Cabomba caroliniana.
Tetradenbildung bei doppelten Embryosäcken, oberer Schnitt. Rechts noch ein zerdrückter Embryosack. Vergr. 500.

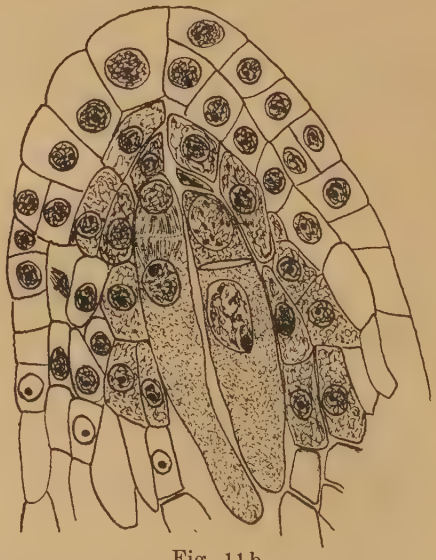


Fig. 11b.
Cabomba caroliniana.
Tetradenbildung bei doppelten Embryosäcken, unterer Schnitt.
Vergr. 500.

die Beobachtung machen, daß ein Embryosack den andern überholt hatte und mit seinem untern Ende direkt vor dem zweiten Embryosacke lag (Fig. 10). Der Kern und das Plasma des in der Entwicklung zurückgebliebenen Embryosackes zeigten deutliche Anzeichen des Verfalls. So kommt es auch, daß von vier Embryosäcken nicht immer einer von denen, welcher am meisten in der Mittellinie der Samenanlage liegt, also am meisten prädestiniert erscheint, schließlich zum Embryosacke wird, sondern derjenige, welcher sich am tiefsten in das Nucellusgewebe einbohren und durch stetige Verdrängung der Nucelluszellen sich in Besitz des Hauptstromes der Nahrungszufuhr setzen kann. (Fig. 10 und 11 b scheinen mir das anschaulich zu erläutern.) Zur selben Zeit, wie bei einfachen Embryosäcken, tritt auch bei den doppelten die Reduktion in der Mutterzelle ein, ein lang andauerndes Stadium der Synapsis ist das sicherste Kriterium dafür. Eine heterotypische Teilung war mir leider nicht möglich zu beobachten, jedoch hatte ich das Glück, das Tetradenstadium zu verfolgen, aus dem sich auf die heterotypische Teilung Schlüsse ziehen lassen. Die vier Makrosporen jeder Anlage liegen paarweise über einander und bilden eine Tetrade, die der bei Reduktion der Pollenmutterzellen vorkommenden ungemein ähnlich sieht. Man muß sich Fig. 11 a auf Fig. 11 b gelegt denken, um ein richtiges Bild der Tetraden in beiden Embryosäcken zu bekommen. Zu Embryosäcken werden wohl die in beiden Anlagen im unteren Schnitte (Fig. 11 b) am tiefsten liegenden Makrosporen heranreifen. Ob das gemeinsame Wachstum beider Anlagen noch lange anhalten wird, scheint fraglich zu sein, da die linke an der rechten vorbeizuwachsen droht. Mehrfache Embryosäcke in älteren Stadien konnte ich dann nur noch einmal beobachten (Fig. 12); dort befinden sich die beiden rechten im Stadium des primären Embryosackkernes, welcher sich zum ersten Male teilt. Ob die beiden in der Zeichnung links liegenden Anlagen überhaupt reduziert sind, läßt sich nicht feststellen. Nach dem Stadium des primären Embryosackkernes geht die bisher gleichmäßig gebliebene Entwicklung der Anlagen zurück, ist dies ein-

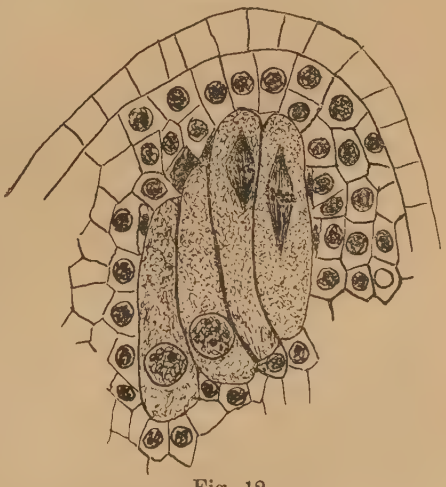


Fig. 12.
Cabomba caroliniana.
Vier Embryosäcke, die beiden rechten während der Teilung des primären Embryosackkernes.
Verg. 500.

mal eingetreten, so gelingt es schließlich doch einem Embryosacke, alle andern zu verdrängen. Fertig ausgebildete Embryosäcke in Mehrzahl in einer Samenanlage festzustellen, war nicht möglich, häufig sah man neben dem Embryosacke seiner Länge nach gleiche, mit Plasma fest angefüllte Zellen liegen: die dem funktionierenden unterlegenen Nebenembryosäcke (Fig. 10 u. 11a).

Neben den mehrfachen Embryosäcken tritt in manchen Fällen noch eine andere Vermehrung der Archespore, durch eine longitudinale Teilung des primären Archespors, auf. Jedoch ist diese Erscheinung seltener als die der mehrfachen Embryosäcke, hat auch sicherlich nicht diese Bedeutung. Denn wo zwei Archespore hintereinander liegen, ist das Schicksal des einen, welches vor dem andern gelegen ist, bald besiegelt, es wird schnell dem Wachstum des unteren, der Chalaza näher liegenden Archespors zum Opfer fallen.

Cabomba aquatica.

Zur Bearbeitung hatte mir Herr Prof. Goebel Material zur Verfügung gestellt. Es ist offenbar dasselbe, was auch Raciborskis Arbeit über Cabomba aquatica zugrunde gelegen hat.

Über die Entwicklung des Embryosackes bei dieser anderen Cabomba-Species ist folgendes zu sagen: Es bestehen in Form und Bau der Samenanlage keine Unterschiede zu Cabomba caroliniana, dieselbe Entwicklung bringt aus dem Archespor die Embryosackmutterzelle hervor, welche nach der gleichen Reduktionsform wie bei Cabomba caroliniana einen Embryosack liefert. In dem einen vollständigen Embryosacke, den ich fand, waren der Eiapparat, der Embryosackkern und die Synergiden in regelmäßiger Zahl vorhanden. Auch die Abweichungen von der Norm, welche Raciborski nicht beschreibt, zeigt Cabomba aquatica: Zwei Makrosporen suchen ihre Gleichwertigkeit zu erhalten; ebenso fand ich zwei Archesporzellen nebeneinander und auch zwei, welche hintereinander angeordnet waren. Daß ich nicht doppelte Embryosäcke beobachten konnte, lag an der geringen Anzahl der Blüten, die mir zur Verfügung standen — es waren ungefähr zehn — jedoch befanden sie sich in den verschiedensten Entwicklungsstufen, so daß die Hauptpunkte, die für die Ausbildung einer Samenanlage von Wichtigkeit sind, glücklicherweise gefunden werden konnten. Bei der sonst völligen Übereinstimmung mit Cabomba caroliniana habe ich auch keinen Zweifel, daß die Entwicklung der doppelten Embryosäcke genau so vor sich geht, wie bei Cabomba caroliniana.

Ein Hauptunterschied zwischen den beiden Spezies trat an zwei Samenanlagen klar zutage: die Fruktifikationsfähigkeit, welche gegenüber dem Befund bei Cabomba caroliniana bei Cabomba aquatica in

die Erscheinung tritt. Der junge Embryo, den Fig. 13 zeigt, ist nicht parthenogenetisch oder apogam entstanden, was man nach den Ergebnissen bei Cabomba caroliniana annehmen könnte, der Pollenschlauch (p) war noch erhalten (auch in dem zweiten Falle, wo ein Embryo gefunden wurde) und war durch die Mikropyle hindurch bis zu seinem Ende an der Eiregion etwa leicht zu verfolgen.

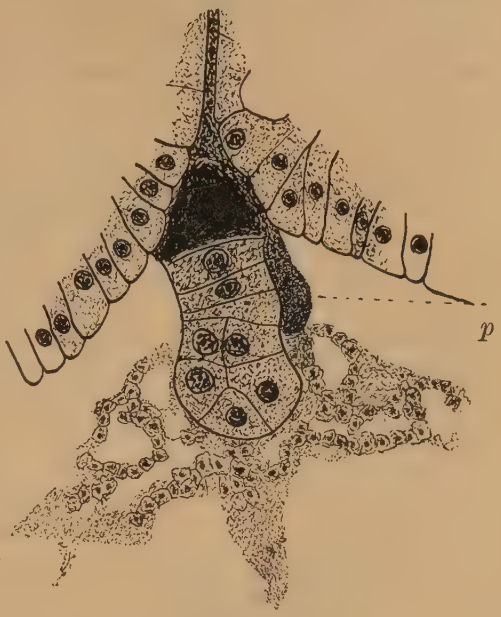


Fig. 13.
Cabomba aquatica.
Embryo. p = Pollenschlauch.
Vergr. 500.

Es zeigten sich bei Cabomba aquatica ein normaler Embryosack, keine Reduktion oder Schrumpfungen einzelner Teile, ebenso zeigten sich normale Pollen mit zwei Kernen.

Durch die Tatsache der vollzogenen Befruchtung ist anderseits der Beweis erbracht, daß die längere Gleichwertigkeit zweier Makrosporen, wie sie bei beiden Cabombaarten auftritt, ebenso die Ausbildung mehrerer Embryosäcke keine Hinderungsgründe für die Befruchtung sind.

Lehrreich wäre es, Cabomba aquatica auf die weitere Entwicklung der doppelten Embryosäcke hin zu untersuchen. Bei der Fruktifikationsfähigkeit dieser Spezies wäre es nicht ausgeschlossen, daß in einzelnen Fällen auch zwei Embryosäcke befruchtet würden.

Brasenia purpurea.

Das Material war mir aus dem Botanischen Garten zu Dahlem zur Verfügung gestellt. Über die Embryologie von Brasenia kann man sich kurz fassen, sie gleicht, wie schon Raciborski angegeben hat, genau der von Cabomba. Die zahlreichen freien Karpelle sind noch azyklisch angeordnet und enthalten je zwei Samenanlagen, welche man nach ihrem Bau leicht mit denen der Cabomba verwechseln kann, nur hat das äußere Integument nicht nur zwei, wie Cabomba, sondern drei, am oberen Ende sogar vier Zellschichten. Im übrigen geht die Entwicklung der Samenanlage genau so vor sich, wie bei Cabomba, auch die des Embryosackes zeigt keinerlei Abweichungen: Archespor

hypodermal, Abgabe einer Schichtzelle, langdauerndes Synapsisstadium, Reduktionstetrade in T-Form, Verdrängung der Schwesterzellen, alles gleicht, auch in seinen Unregelmäßigkeiten, der Cabomba. Mehrfache Embryosäcke treten mit derselben Häufigkeit und in derselben Lage auf, wie sie für Cabomba charakteristisch ist.

Butomeen.

Limnocharis emarginata.

Es stand mir Material von Limnocharis emarginata in reichlicher Menge, Blüten von allen Stadien und Größen zur Untersuchung zur Verfügung. Fixiert waren sie, soweit es sich noch feststellen ließ, mit Alkohol unter Zusatz von Essigsäure. Gerade für dieses Material eignete sich die Hämatoxylin-Eosinfärbung vorzüglich, sie gab klare Bilder von Kern- und Plasmastruktur. Als Stärke der Mikrotomschnitte erwies sich auch hier für jüngere Blüten 10 μ, für ältere, etwa vom Zweikernstadium im Embryosack ab, 15 μ als beste. Über Schnittrichtung und -orientierung lassen sich keine bestimmten Angaben machen, auf Längsschnitten hat man bei der großen Anzahl der Samenanlagen in den zahlreichen, dicht zusammengedrängten Karpellen gute Aussicht, eine ganze Reihe in der Mediane zu treffen.

Leider fand ich Buchenaus (4) Angabe: Die Samenanlagen entwickeln sich in den Karpellen von unten fortschreitend nach oben, in keinem Falle bestätigt. Im Gegenteil: Alle Samenanlagen des Fruchtknotens standen mit ganz geringen Schwankungen auf der gleichen Entwicklungsstufe. Auch bei anderen Pflanzen habe ich dieselbe Beobachtung machen können, bei Alisma und Echinodorus ging die Übereinstimmung oft so weit, daß z. B. alle Anlagen im Synapsisstadium sich befanden, ein andermal alle die Teilung des primären Kernes im Embryosacke als Kernplatte zeigten. Schließlich hat ja auch die Pflanze ein Interesse daran, daß bei einer erfolgenden Bestäubung alle Samenanlagen in gleicher Weise befruchtungsfähig sind, besonders, wenn die Blüten, wie bei der untersuchten Pflanzengattung, nur kurze Zeit geöffnet sind.

Die jungen Samenanlagen entstehen in großer Zahl als kleine, aus der Karpellwand sich heraushebende Höcker, welche schon in ihren jüngsten Stadien als Abschluß einer axialen Zellreihe das Archespor erkennen lassen. Nicht selten tritt ein sporogenes Gewebe von zwei, sogar drei bis vier Zellen auf, welches seinen Ursprung der einen ursprünglichen Archesporzelle verdankt, wenn diese nach Vergrößerung ihres Kernes und Anreicherung von Cytoplasma erstarkt, teilungsfähig geworden ist. Schon früh, etwa zu der Zeit, wo die

Initialzellen der Integumente kenntlich werden, gibt das Archespor eine Schichtzelle ab, die sich wenig, nur zu einer einschichtigen, die Embryosackmutterzelle bedeckenden Zellage vermehrt. Bald tritt eine Biegung der Anlage nach der Spitze des Karpelles hin auf, bis mit der Ausbildung der Embryosackmutterzelle die Anlage etwa anatrop geworden ist, wenn sie auch ihre endgültige Lage, so, daß die dem Funikulus abgewandte Seite der Karpellwand anliegt und die Mikropyle der Narbe abgewandt ist, erst erreicht, wenn der Embryosack seiner endgültigen Ausbildung nahe ist.

Die Embryosackmutterzelle hat sich während der Krümmung der Anlage um ein wesentliches vergrößert, ebenso hat der Kern eine unverkennbare Zunahme an Kernsubstanz erfahren, wenn er sich zur Reduktionsteilung anschickt, welche nicht auf eine Tedrade von vier hintereinander liegenden Makrosporen hinausläuft. Die heterotypische Teilung geht normal vor sich, es resultieren zwei Kerne, die in der Längsachse der Anlage liegen. Während nun der untere Kern bei dem homöotypischen Teilungsschritte die eingeschlagene Richtung beibehält, geht die Anordnung der dem oberen Kerne entspringenden Teilungsprodukte senkrecht zur Längsachse der Anlage vor sich: die Makrosporentetrade hat die Ansicht eines „T“. Man erkennt leicht in Fig. 14 die beiden unteren reduzierten Kerne, die noch durch Plasmafäden verbunden sind, und den oberen Kern im Stadium der Äquatorialplatte. Die Funktion des Embryosackes übernimmt die mittelste Zelle, nachdem sie die untere und die beiden oberen verdrängt hat; stark färbbare Kappen sind noch längere Zeit an der Spitze des Embryosackes wahrzunehmen: Die Reste der funktionslos gewordenen Makrosporen. Um dieselbe Zeit erfolgt auch die Resorption der Schichtzellen, jedoch nicht mit gesetzlicher Regelmäßigkeit, sie wurden noch in späteren Entwicklungsstadien in unversehrtem Zustande gefunden, sogar noch zu der Zeit, wo drei oder vier Kerne im Embryosacke vorhanden sind. Der nach Verdrängung der Schwesterzellen und ihrer Kerne übrigbleibende primäre Kern wandert dem Scheitel des jungen Embryosackes zu, um dort den ersten Teilungsschritt zu vollziehen. Auch bei diesem Prozeß läßt sich keine Einheitlichkeit feststellen, bald geschieht die Teilung in transversaler, bald in longitudinaler Richtung, meistenteils in keiner von beiden, sondern so, daß die Teilungs-

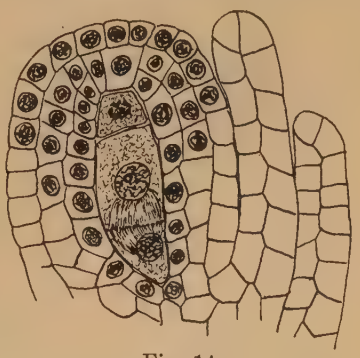


Fig. 14.
Limnocharis emarginata.
Embryosack-Mutterzelle, Tetradenteilung. Vergr. 500.

richtung etwa einen Winkel von 45° mit der Längsachse des Embryosackes bildet. (cf. für Cabomba Fig. 7.) Die beiden entstehenden Kerne ordnen sich an den beiden Enden des Embryosackes an, zwischen ihnen entsteht, während das Plasma früher fast die ganze Höhlung des Embryosackes ausfüllte, eine große Vakuole. Bei der nun folgenden endgültigen Ausbildung des Embryosackes treten besonders im Verhalten der Antipoden mannigfaltig wechselnde Verhältnisse auf. In den meisten Embryosäcken wurde beobachtet, daß der obere Kern sich teilte, während der untere im Ruhezustande verharrt, nur in seltenen Fällen geschehen die Teilungen synonym. Die Teilungsrichtung ist auch nicht in allen Fällen einheitlich, longitudinal ist ebenso häufig anzutreffen wie transversal. Jedenfalls treten schließlich am oberen Ende des Embryosackes vier Kerne auf, drei von ihnen schließen sich mit Wänden gegeneinander ab und bilden den Eiapparat, der Eikern hebt sich durch Größe und sein lockeres Plasmagerüst vor den dichten Synergiden und dem oberen Polkerne ab. In diesem Stadium hat sich auch immer der Antipodenkern geteilt, meistens spärlich, sodaß schließlich nur ein oder zwei Antipoden resultieren, selten so, daß der empfängnisreife Embryosack im Besitz der Vollzahl von Antipoden ist. Zwei Kerne entstehen aber stets am Antipodenende, von denen einer sich dem aus der Eiregion sich entfernenden oberen Polkerne nähert (Fig. 15) und mit ihm zum sekundären Embryosackkerne verschmilzt, der sich dicht unter die Eizelle legt, öfters aber auch in einer tieferen Region des Embryosackes gefunden wurde.

Fig. 15.
Limnocharis emarginata. Embryosack vor Verschmelzung der Polkerne. Vergr. 500.

Über die Entwicklung des Embryosackes von Limnocharis liegt aus dem Jahre 1902 eine Arbeit von Hall vor (16), welcher jedoch zu ganz anderen Resultaten gekommen ist, die den eben angegebenen vollkommen widerstreiten. Ich kann mich nach allem, was ich an Limnocharis emarginata gesehen habe, keinesfalls den im folgenden kurz wiedergegebenen Ansichten des betreffenden Autors anschließen: „Die Ovula stehen denen von Butomus umbellatus nahe. Sie entstehen als Vorsprünge an den Wänden der Karpelle ohne bestimmte Plazentation und zeigen in ihrer Entwicklung den üblichen Angiospermentyp mit Ausnahme der Entwicklung des Embryosackes.

„Früh ist eine hypodermale Zelle zu erkennen, welche das Archespor bildet und sich in ihrer Größe und der ihres Kernes von

den umliegenden unterscheidet. Es wird eine Tapetenzelle abgeschnitten, diese besitzt keine Wand, sie wird gegen die Spitze des Embryosackes gedrängt und verschwindet im Laufe der weiteren Entwicklung. Die übrigbleibende große Zelle wird zum Embryosacke ohne Teilung. Um die Zeit der ersten Teilung im Embryosacke findet eine Teilung der epidermalen Zelle durch eine perikline Wand statt, so kommt es zur Bildung einer unechten Tapetalzelle (false tapetal cell). Bei Butomus geht die Entwicklung genau so vor sich: zwei Zellen sind vorhanden, welche nacheinander von der Archesporzelle abgeschnitten werden, mitunter teilt sich die eine nochmals longitudinal. Diese drei Zellen haben sehr unbeständige Wände und verschwinden bald.

„Die Geschichte der Kernveränderungen im Embryosacke unterscheidet sich in den letzten Stadien beträchtlich von der gewöhnlichen Nach der ersten Teilung des Makrosporenkernes wandern die Tochterkerne nach beiden Enden des Embryosackes. Der erste, sich zur Mikropyle wendend, macht gewöhnlich Teilungen durch, um Eiapparat und oberen Polkern zu bilden, während der Kern am Antipodalende ungeteilt bleibt. Der sekundäre Kern am Mikropylarende teilt sich transversal, dann jeder der entstehenden Kerne longitudinal, aber nicht immer gleichzeitig. Die unteren Kerne werden Ei- und Polkern, die andern beiden Synergiden. Der obere Polkern wandert, sich stetig vergrößernd, zum Antipodenende, sodaß er aussieht wie der Endospermkern. Diese Wanderung geschieht so weit, bis er die Region der Antipoden erreicht hat. Es tritt keine Verschmelzung ein, sondern es teilt sich der obere Polkern transversal, der untere Tochterkern bleibt in der Lage und trennt sich mit einer Wand gegen den Embryosack ab. Es wird eine große Zelle gebildet, die sich nicht weiter teilt und mit dem Wachstum des Endosperms schwindet. Der obere Tochterkern wandert rückwärts zum Eiapparat und bildet weiter das Endosperm.“

Hierauf ist folgendes zu entgegnen: Die Ovula entstehen nicht, wie Hall angibt, ohne bestimmte Plazentation an den Wänden der Karpelle, sondern es sind, wie schon der auch von Hall zitierte Buchenau festgestellt hat, die Mittellinie und die äußeren Ränder frei von Samenanlagen. Die Tapetenzelle soll keine Wand besitzen; jedenfalls meint der Verfasser mit dieser wandlosen Zelle, welche gegen die Spitze des Embryosackes gedrängt wird und im Laufe der Entwicklung verschwindet, die zugrunde gehenden Makrosporen, welche bei der Reduktion der Embryosack-Mutterzelle entstehen und als Kappe den jungen Embryosack bedecken. Jedoch hat der Autor den Vorgang der Reduktion überhaupt nicht erkannt. Die „unechte Tapetalzelle“, welche der Verfasser erwähnt, wird weiter nichts vorstellen, als eine Teilung der Epidermalschicht, eine Erscheinung, die

ich auch gelegentlich beobachten konnte, welche jedoch ohne jede Regelmäßigkeit auftritt und kaum Anspruch auf Beachtung verdient. Jedenfalls ist diese Teilung keinesfalls homolog mit der Erscheinung bei Butomus, wie es Hall hinstellen will. Einmal, bei Limnocharis, wird die fragliche Zelle von der Epidermis abgegeben, bei Butomus auf der andern Seite von dem Archespor. Dort ist es sicherlich nur eine nebensächliche Erscheinung, hier der für die Entwicklung und Ausreifung des Embryosackes höchst wichtige Vorgang der Reduktions- und Tetradenteilung.

Von den eigenartigen Kernveränderungen, die sich nach Hall um ein Bedeutendes von der Norm unterscheiden sollen, habe ich nichts bemerken können. Der obere Kern am Mikropylarende teilt sich bald longitudinal, bald transversal, ohne jede Regelmäßigkeit, ebenso fehlt es nicht, wie schon oben dargelegt, an Teilungen des Kernes, welcher den Antipoden und dem unteren Polkerne den Ursprung gibt. Schließlich habe ich auch in den zahlreichen Präparaten, die ich ausschließlich auf diese Unregelmäßigkeiten hin untersucht habe, niemals eine Teilung des oberen Polkernes konstatieren können, wonach der eine Tochterkern sich zusammen mit dem einzigen Antipodalkerne zu einer besonderen Zelle vom Embryosack abschließen soll. Im Gegenteil lassen sich (Fig. 15) oft genug zwei Polkerne finden, welche sicherlich — ihrer Lage nach zu urteilen — miteinander verschmelzen müssen, um den sekundären Embryosackkern zu bilden. Was Hall als Teilung des Polkernes bezeichnet (Fig. 10 seiner Tafel), möchte ich seiner Zeichnung nach weit eher als Verschmelzung der Plasmamassen der beiden Polkerne ansehen. Ebenso liegen die Kerne des Eiapparates niemals frei in der Plasmamasse, wie Hall angibt und auch zeichnet, sondern sind, der normalen Ausbildung des Angiospermenembryosackes folgend, von deutlichen Zellwänden umgeben (Fig. 15), welche man bei den Antipoden nicht immer festzustellen in der Lage ist. Die Zellwand im Embryosacke wird nach der Teilung des Endospermkernes entstanden sein, wie es ja häufig auch bei Butomus, Nymphaeaceen und vielen andern Pflanzen vorkommt, daß durch die erste Teilung des Endospermkernes der Embryosack in zwei gleiche Teile zerlegt wird. So erklären sich vielleicht auch die vier Kerne im Eiapparat der Zeichnungen Halls: Der Autor hat nicht sich erst entwickelnde, sondern bereits befruchtete Embryosäcke vor sich gehabt. Die Form des reifen Embryosackes ist eine vollkommen gerade, langgestreckte, nicht, wie Hall in seiner Figur 8 zeichnet, eine gebogene. Die hufeisenförmige Gestalt (Fig. 16) nimmt der Embryosack erst nach der Befruchtung an, jedoch ist die Bezeichnung kampylotrop nicht zutreffend, da die Anlage nicht als kampylotrope, sondern rein anatrop entsteht. Der sogenannte

Kampylotropismus ist bei Limnocharis, wie es Buchenau schon für Hydrocleis festgestellt hat, nur durch ein nachträgliches, sehr schnell vor sich gehendes Wachstum der Chalaza bedingt, welche auch den Funikulus zu dieser eigenartigen Krümmung veranlaßt. Der an der Raphe entstehende Zwischenraum wird durch ein lockeres Zellgewebe ausgefüllt. Die Richtigkeit dieser Annahme wird durch den in der Anfangszeit der Entwicklung vollkommen geradlinig, schließlich scharf gebogenen Verlauf des Leitungsgewebes im Funikulus anschaulich bestätigt.

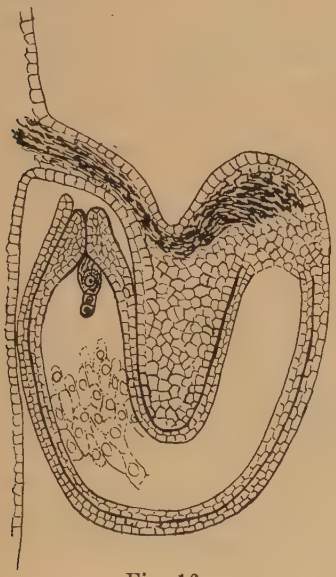


Fig. 16.
Limnocharis emarginata.
Samenanlage mit Embryo.
Vergr. ca. 106.

Fig. 17.
Limnocharis emarginata.
Vier Embryosackanlagen.
Vergr. 500.

Es ist bedauerlich, daß Hall mit keinem Worte der Art seiner Fixierung und der Färbungsmethode Erwähnung tut, vielleicht läßt sich auf diese Art und Weise die vollkommen falsche Darstellung z. B. des Eiapparates erklären; auch die nach Halls Zeichnung (Fig. 3) schon in so jungem Gewebe vorkommende große Zahl von zerdrückten, offenbar degenerierenden Zellen auf nicht ganz frisches Material zurückzuführen, liegt im Bereiche der Möglichkeit.

Entgangen ist Hall eine Beobachtung, welche man garnicht selten machen kann: die Ausbildung mehrerer Embryosäcke in der gleichen Anlage. Häufig trifft man bei jungen Anlagen, welche sich um weniges über ihre Plazenta erheben, zwei, drei, sogar vier Archesporzellen an, die alle bis zu einem gewissen Grade entwicklungsfähig sind. Vier Mutterzellen zu sehen, liegt noch gut im Bereiche der Möglichkeit, in

diesem Stadium jedoch beginnt die Verdrängung der nebenliegenden Anlagen (Fig. 17), nur zwei im günstigsten Falle überstehen noch die Reduktion und die Ausbildung des primären Kernes. Dann aber bleibt der eine Embryosack ganz hinter der Entwicklung des stärkeren zurück, dieser hat sich schließlich vollkommen in die Mediane gelegt und seinen Konkurrenten zur Seite gedrängt, welcher, während jener sich nach Durchschreiten der normalen Kernteilungen zum empfängnisreifen Embryosacke ausgebildet hat, sich höchstens zum Vierkernstadium hat durchringen können. Nur in einem einzigen Falle glaubte ich zwei vollkommen ausgebildete Eiapparate erkennen zu können, ungünstigerweise lagen diese in dem betreffenden Schnitte übereinander (15—20 μ), sodaß man ihr Vorhandensein nicht mit unbedingter Sicherheit nachweisen konnte. Immerhin beschreibt ja Hall das Vorkommen und die Ausbildung doppelter Embryonen, welche durch Knospung, also rein vegetativ entstehen sollen. Wenn auch eine derartige Erscheinung sehr wohl eintreten kann und schon bei andern Pflanzen bestätigt ist, so liegt doch die Annahme, die mehrfachen Embryonen könnten mehrfachen Embryosäcken ihren Ursprung danken, nach allem, was an Limnocharis beobachtet werden konnte, nicht allzufern. Denn die synonyme Entwicklung der Doppelanlagen geht bis zu einer ziemlichen Ausbildungshöhe hinauf, schließlich ist von dem Vierkernstadium bis zur Fertigstellung des Eiapparates und der Verschmelzung der Polkerne kein zu großer Schritt, der überhaupt bei Limnocharis mit verhältnismäßig großer Geschwindigkeit erfolgt; und daß zwei Pollenschläuche den Weg durch die Mikropyle finden, ist auch nicht ausgeschlossen. Immerhin wäre man diesem Falle noch eine nähere Untersuchung schuldig, welche nicht im Rahmen dieser Arbeit liegt, ehe das definitive Urteil über den Ursprung mehrerer Embryonen bei Limnocharis gefällt werden kann.

Butomus umbellatus.

Der Gattung Limnocharis steht Butomus umbellatus in der Entwicklung des Embryosackes ziemlich nahe. Ich hatte meine Untersuchungen bereits abgeschlossen, als in der Svensk Botanisk Tidskrift Holmgren (17) seine Arbeit „zur Entwicklungsgeschichte von Butomus umbellatus“ veröffentlichte. Da ich Holmgrens Resultate nur voll und ganz bestätigen kann, was die Entwicklungsgeschichte des Embryosackes angeht, kann ich mich hier darauf beschränken, die Tatsachen zu erörtern, welche zum Vergleiche mit den andern untersuchten Pflanzen in Betracht kommen.

Die jungen Samenanlagen entstehen als Ausstülpungen auf den Seitenwänden der Karpelle und biegen schon in sehr jungem Stadium noch oben, der Narbe zu, um. Manchmal bleibt, wie auch Holmgren

beobachtet hat, die Biegung aus, und die Anlagen sitzen als orthotrope dem langen Funikulus auf. Diese Erscheinung ist meiner Ansicht nach von keiner großen Bedeutung, sie ist einfach durch irgendwelche Hindernisse bedingt, die der Samenanlage in ihrem Wachstum entgegentreten. Bei der großen Anzahl von Anlagen, die alle die synonyme Krümmung ausführen, ist es sehr wohl möglich, daß einzelne, in der Nähe der Plazenta daran gehindert, durch Streckung ihres Funikulus den Hohlraum in der Mitte des Karpells aufsuchen, um sich dort weiter auszubilden. Die Entwicklung des Embryosackes geht auch in diesen Anlagen ganz regelmäßig vor sich.

In der ersten Zellschicht unter dem Dermatogen liegt als Abschluß einer mittleren Zellreihe eine große, durch ihr dichtes Plasma und durch die Chromatinverteilung ihres Kernes vor den andern umliegenden vollkommen charakterisierte Zelle: das Archespor. Bald

Fig. 18.
Butomus umbellatus.
Embryosack-Mutterzelle in Synapsis.
Vergr. 500.

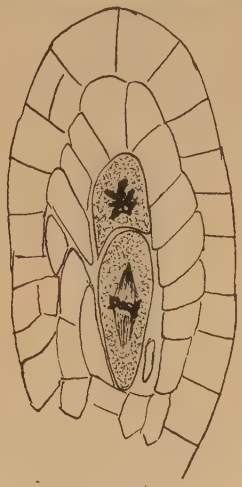


Fig. 19.
Butomus umbellatus.
Homöotypische Spindeln der Reduktionsteilung. Vergr. 500.

erfolgt die Abgabe einer Schichtzelle, welche sich sehr spärlich, oft gar nicht weiter teilt, niemals erreichen die Schichtzellen eine größere Ausdehnung als die einer Zellage. Während die Integumente hervorsprossen, vergrößert sich die Embryosack-Mutterzelle, ein lang andauerndes Stadium der Synapsis (Fig. 18) ist das sicherste Anzeichen der bevorstehenden Reduktionsteilung. Die beiden Teilungen, die heterotypische und homöotypische, zeigen Abweichungen gegenüber dem Normaltypus: die erste Spindel liegt in der Längsachse der Anlage, von den beiden beim zweiten Teilungsschritte entstehenden Spindeln ist die untere longitudinal, die obere transversal orientiert. (Fig. 19.) Übergänge in der Anlage der Spindeln von der longi-

tudinalen zur transversalen Richtung habe ich nicht feststellen können, jedenfalls habe ich niemals die homöotypischen Spindeln in derselben Richtung gefunden. Die unterste, selten die vorletzte Makrospore, wächst zum Embryosacke aus. Ihr Kern durchläuft die regelmäßigen Kernteilungen, welche zur Bildung von Eiapparat, Antipoden und Polkernen führen. Der Embryosack hat in seinem fertigen, empfängnisfähigen Zustande die Schichtzellen und einen großen Teil der Nucelluszellen verdrängt, die in der Antipodalregion befindlichen Nucelluszellen sind langgestreckt und ordnen sich sternförmig um die Antipoden an (cf. Fig. 20). Die Lage der Vakuolen in den Synergiden und der Eizelle ist sehr variierend.

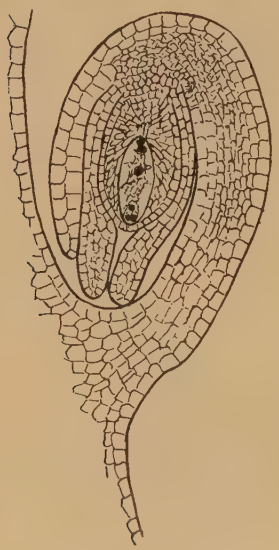


Fig. 20.
Butomus umbellatus.
Befruchtungsreife Samenanlage.
Vergr. 125.

Die Abweichungen von der Norm bei der Ausbildung des Embryosackes habe ich auch finden können. Zwei Archespore waren nicht selten, als Höchstzahl konnte ich vier beobachten; jedoch sah ich sie ausnahmslos nebeneinander liegen, nicht, wie Holmgren gezeichnet hat, unregelmäßig im Nucellus verteilt. Sie entstehen nämlich dadurch, daß das erste Archespor, nachdem es seine Kernmasse vergrößert hat, sich transversal zur Anlagenachse teilt. Dieser Teilungsakt kann sich wiederholen, so entstehen ganz regelmäßig nebeneinander liegende Archespore. Die Unregelmäßigkeit in der Lagerung der Archespore, wie sie Holmgren zeichnet, stellt jedenfalls nicht das früheste Stadium der Archesporbildung dar, sie kann aber daher kommen, daß das eine Archespor schon begonnen hat, die Nebenarchespore zu verdrängen, was bei dem Wachstum der Zellen sehr bald geschieht. Denn einmal würde in dem kleinen Nucellus kaum Raum für vier Embryosäcke sein, ganz abgesehen davon, daß der Funikulus kaum genügend Nährstoffe zu ihrer Ausbildung heranbringen könnte. So zeigt sich auch schon dieser Nahrungsmangel an der weiteren Entwicklung. Nicht alle Archespore sind befähigt, sich weiter zu teilen, Schichtzellen abzugeben etc. Haben aber erst einmal ein oder zwei Archespore in ihrer Entwicklung einen Vorsprung vor den andern, so gelingt es ihnen leicht, durch stärkeres Wachstum, die mit ihnen wohl gleichzeitig angelegten, aber nicht in gleicher Weise ernährten Archespore zu verdrängen. Prädestiniert zu weiterem Wachstum ist schließlich nur ein Archespor, dasjenige, welches die günstigste Ernährungsmöglichkeit

hat, weil es am meisten in der Mediane der Anlage liegt. Mit der Reduktionsteilung hört daher das gleichsinnige Wachstum der beiden Anlagen auf, nur ein Archespor ist zum Embryosacke geworden.

Den andern, von der Norm abweichenden Fall, wo sich anstatt der Tapetenzelle eine überzählige Archesporzelle bildet, also zwei hintereinander liegende Archespore entstehen, habe ich nur in einem Falle gesehen. Es ist jedenfalls klar, daß hier nur die untere Archesporzelle geeignet sein kann, weitere Kernteilungen und Teilungsschritte zu durchlaufen, wo sie durch ihre Nähe zur Chalaza in erster Linie Gelegenheit hat, die durch den Funikulus gelieferten Nährstoffe sich vor der oberen Schwesterzelle anzueignen und zu verwerten. So degeneriert das obere Archespor schnell; irgendwelche Teilungen zu beobachten, ist mir nicht gelungen.

Alismataceen.

Alisma Plantago, Echinodorus.

Unter den Helobiae sind noch die beiden Gattungen Alisma Plantago und Echinodorus untersucht worden. So sehr sich die Entwicklung der Blütenteile, wie auch der Samenanlagen bei diesen beiden Pflanzen deckt, sodaß man sie unbedenklich zusammen behandeln kann, so sehr unterscheidet sie sich anderseits von der bei Limnocharis und Butomus.

Die Karpelle sind einsamig. Das erste, was man von der Samenanlage erkennt, ist eine kleine Erhebung über dem inneren unteren Winkel der Fruchtblatthöhlung. Diese wendet sich senkrecht dem Griffel zu, dreht sich, bis sie schließlich eine vollkommen anatrope Anlage geworden ist. Sehr bald läßt sich das Archespor als subepidermale Zelle erkennen. Die zwei Zellschichten starken, doppelten Integumente wachsen aus dem wenig entwickelten Nucellusgewebe hervor, zur selben Zeit tritt der Kern des Archespors, stark vergrößert und durch ein lockeres Chromatingerüst ausgezeichnet, in das Stadium der Synapsis ein. Die Differenzierung des Archespors in eine Parietal- und Embryosackmutterzelle erfolgt vorher nicht, Archespor und Embryosackmutterzelle sind identisch. Bei der entstehenden Reduktionstetrade tritt keine Zellbildung auf. Die Spindeln der homöotypischen Teilung liegen ähnlich wie bei Butomus und Limnocharis senkrecht zu einander (Fig. 21); daß die ausgebildeten Kerne entsprechend ihren Spindeln nicht dieselbe Lage haben wie bei Butomus und Limnocharis, hat seinen Grund in dem Fehlen der Zellwände zwischen ihnen, was eine Verschiebung der Kerne, eine freie Verteilung nach dem zur Verfügung stehenden Raume gestattet; so kommt es, daß ein Kern sich zwischen zwei andere lagert. Diese Teilungen müssen

sehr schnell vor sich gehen, gewöhnlich sieht man alle Anlagen einer Blüte mit ganz geringen Differenzen im selben Stadium: so trifft man oft nur Synapsis, nur primäre Kerne etc. Bei der Reduktion sieht man in derselben Blüte sehr selten Spindelstadien, ebenso selten das Stadium der vier Kerne; während die eine Anlage die Vorbereitungen zur Diakinese zeigt, weist die andere schon den primären Kern auf. Wenn man bedenkt, welche verschiedenen Schritte zwischen dem Stadium der Diakinese und dem des primären Embryosackkernes liegen, so ist bei der sonst ganz regelmäßigen Gleichsinnigkeit in den Kernteilungen ein Schluß auf ihre Schnelligkeit wohl am Platze.

Fig. 21.
Echinodorus.
Reduktionstetradenteilung.
Vergr. 500.

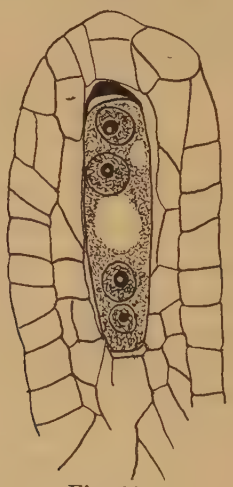


Fig. 22.
Echinodorus.
Vier Kerne im Embryosack.
Vergr. 500.

Der funktionierende Kern bildet um sich eine Zelle und schiebt die drei nackten Kerne vor sich her. Nach ihrer Verdrängung bleibt noch lange an dem apikalen Ende des jungen Embryosackes eine stark färbbare Kappe zurück (Fig. 22), ein sicheres Kriterium für die Erkennung des primären Embryosackkernes. Dieser unterzieht sich den drei Teilungsschritten, es entstehen ganz regelmäßig am oberen und unteren Ende des Embryosackes die beiden Vierergruppen. Frühzeitig sieht man zwei von den oberen Kernen sich abschließen, die Synergiden; der Eikern umgibt sich dann auch noch mit einer Plasmahaut und bildet eine ungemein große Zelle aus, welche ein beträchtliches Stück unter den Synergiden in den Embryosack hineinragt (Fig. 23); die Antipoden umgeben sich meistens nicht mit besonderen Zellhäuten, sondern liegen frei im dichten Plasma des Embryosackes. Erst nach der endgültigen Ausbildung des Eiapparates, kurz bevor

die Blüte sich öffnet, verschmelzen die beiden Polkerne zum sekundären Embryosackkerne. Der fertige Embryosack ist leicht gebogen und hat bei seinem Wachstum nach und nach den ganzen Nucellus verdrängt und resorbiert, sodaß er unmittelbar an das innere Integument anstößt.

Eine Erscheinung läßt sich bei Alisma und Echinodorus mit größter Regelmäßigkeit feststellen: die Kerne, welche den Antipodenapparat bilden sollen, bleiben in ihrer Größe hinter den Kernen des Eiapparates und den Polkernen zurück (Fig. 22). Dieser Ausbildungsunterschied liegt nicht an einer ungleichmäßigen Verteilung der Chromatinmasse auf beide Kerne, erst nach vollzogener Teilung reichert der obere Kern mehr Nuklearsubstanz an und färbt sich infolgedessen auch immer anders als der Antipodalkern. Diese Erscheinung wird Beziehung haben zu einer anderen, daß oft schon angelegte Antipoden nachträglich reduziert werden, oder daß der erste Antipodalkern sich nur einmal teilt; von den beiden sich ergebenden Kernen wird der eine zum unteren Polkern, der andere repräsentiert den Antipodenapparat.

Fig. 23.
Echinodorus — obere Hälfte. Eiapparat, Polkerne. Vergr. 500.

Selten ist bei Alisma und Echinodorus das Auftreten von zwei Archesporen, in älteren Stadien habe ich nie mehr doppelte Anlagen beobachten können, das zweite Archespor scheint bald nach seiner Entstehung wieder der Vernichtung durch die kräftigere Anlage anheimzufallen.

Mit derselben Seltenheit zeigen sich zwei Archespore hintereinander, ähnlich wie bei Butomus. Von der Bildung einer Schichtzelle kann man in diesem Falle nicht sprechen, die Kerne der Schichtzellen unterscheiden sich in Größe und Struktur kaum von denen des umliegenden Nucellusgewebes, in diesem Falle sind jedoch die Kerne der entstehenden Zellen von so großer Ähnlichkeit in Größe und innerem Bau, daß man nur von einer Verdopplung des Archespors reden kann.

Embryologische Unterschiede zwischen Alisma Plantago und Echinodorus habe ich nicht finden können; die Samenanlagen von Echinodorus liegen viel fester in der Höhlung des Karpelles als die von Alisma, ein Umstand, welcher das Wachstum des Pollenschlauches erleichtern mag.

Über den Embryosack von Alisma Plantago hat bereits Schaffner (26) gearbeitet. Abgesehen davon, daß er noch Centrosphären sieht,

ihr Aussehen, ihre Teilung und Kopulation genau beschreibt, was wir heute nicht mehr beobachten können, hat Schaffner noch andere Resultate verzeichnet, die von den oben angegebenen abweichen. Der Autor hat eine Schichtzelle nicht unmittelbar feststellen können, hält aber die Kappe, welche im älteren Stadium der Makrospore noch lange Zeit sichtbar ist, für den Rest der Tapetenzelle. Außerdem gibt er an, daß die Embryosackmutterzelle direkt zum Embryosacke auswächst. Dem ist nicht so. Wie schon dargelegt, gibt das Archespor keine Schichtzelle ab, sondern wird ohne weiteres zur Embryosackmutterzelle. Diese jedoch durchläuft eine regelmäßige Reduktionsteilung, die Kappe, welche Schaffner für eine zerdrückte Tapetenzelle hält, ist der Rest der bei der Reduktion entstandenen drei weiteren Kerne. Bemerkt sei noch, daß Schaffners Zeichnung des Eiapparates keinesfalls der Wirklichkeit entspricht, weiterhin, daß an der Befruchtung nicht nur ein Kern des Pollenkorns, sondern stets zwei teilnehmen, mir lagen deutliche Bilder des Eindringens der beiden Kerne, wie auch der Verschmelzung des zweiten generativen Kernes mit dem sekundären Embryosackkerne vor.

Nach der Einzeldarstellung der Embryosackentwicklung bei den verschiedenen Pflanzentypen soll eine Vergleichung der Übereinstimmungen und Ähnlichkeiten erfolgen, eine Nebeneinanderstellung der homologen Stücke. Ein einfacher Vergleich wird aber nutzlos sein, wenn nicht als zweites eine Wertung der Vergleichspunkte hinzukommt, eine Feststellung ihrer mehr oder minder großen Bedeutung für die Beurteilung der systematischen Stellung ihrer Träger. Eines ohne das andere ist für die Erschließung der Phylogenie vollkommen nutzlos.

Die Anheftung der Samenanlagen ist parietal bei den Nymphaeaceen, auch bei Cabomba, bei Limnocharis und Butomus; bei Echinodorus und Alisma entspringen die Samenanlagen dem Grunde des Karpells.

Alle Samenanlagen sind anatrop, dorsal gelegen und besitzen zwei Integumente, welche durchgängig aus zwei, in den oberen Regionen aus drei Zellschichten bestehen, bei Brasenia hat das ganze äußere Integument deren drei bis vier.

Die Archesporzellen treten bei den Monokotylen als Abschluß einer axialen Zellreihe auf, bei Cabomba war diese Erscheinung in ganz seltenen Fällen festzustellen.

Eine Parietalzelle bildet Brasenia, Cabomba, Limnocharis, Butomus — hier ist von Holmgren ein bisweiliges Fehlen konstatiert worden —, bei Alisma und Echinodorus unterbleibt die Bildung einer Schichtzelle. Bei den sie besitzenden Formen teilt sie sich stets nur durch antikline Wände, sodaß nur eine Zellreihe entsteht, bei den Cabombeen ent-

stehen mehr Schichtzellen als bei den Butomeen, wo mehr als drei bis vier nicht beobachtet wurden.

Bei allen Formen tritt die Reduktionsteilung in der Embryosackmutterzelle ein.

Die Reduktionsteilung selbst erfolgt bei Cabomba in verschiedenen Formen: bei doppelten Embryosäcken sind die Makrosporen zu zwei und zwei übereinander angeordnet, bei einfachen liegen entweder vier Makrosporen hintereinander, oder die homöotypische Teilung erfolgt in T-Form, so auch bei allen andern untersuchten Pflanzen. Eine Verschiedenheit tritt in der Wandbildung zwischen den Makrosporen auf: Bei den Cabombeen feste Wände, ebenso bei Limnocharis; bei Butomus z. T. Wandbildung, z. T. nicht völlige Ausbildung, z. T. auch — jedoch seltener — gänzliches Fehlen trennender Wände, dies letztere ist stets bei Alisma und Echinodorus der Fall.

Zum Embryosacke bildet sich aus: Bei Cabomba meistens die unterste Zelle der Tetrade, jedoch machen sich oft zwei Makrosporen den Rang streitig, nur eine schließlich funktioniert als Embryosack. Bei allen andern Formen wird die unterste Zelle zum Embryosacke (bei Limnocharis oft die dritte), bei Alisma-Echinodorus werden drei Kerne resorbiert.

Der primäre Embryosackkern teilt sich in einer zur Längsachse um ca. 45° gedrehten Ebene bei den Cabombeen und Limnocharis (bei Butomus konnte das ausschlaggebende Stadium nicht gefunden und beobachtet werden).

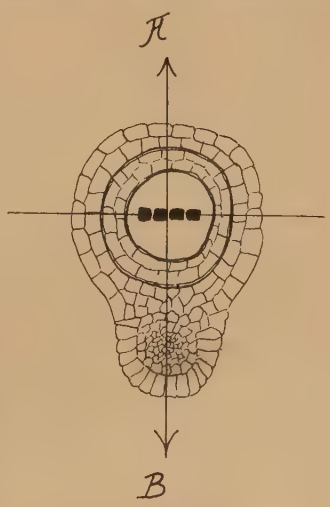


Fig. 24.
Samenanlagen-Querschnitt.
A—B Funikulusebene.

Die Weiterentwicklung des Embryosackes geht regelmäßig vor sich, durch eine dreifache Teilung entstehen zwei Synergiden, der Eikern, die Antipoden, zwei miteinander zum sekundären Embryosackkerne stets verschmelzende Polkerne.

Die Antipoden degenerieren oft bei allen beschriebenen Gruppen, so kommt es, daß sie bisweilen als Zellen, bisweilen nur als freie Kerne auftreten.

Mehrere Archespore treten bei allen Formen auf. Ihre Bildung geschieht gleichmäßig durch transversale Teilung des primären Archespors, sie enstehen nie als Entwicklungsprodukte eines schon vorhandenen umfangreichen Archesporgewebes. Die Entwicklung geht bei den Cabombeen und Butomeen bis etwa in dasselbe Stadium hinein, bei den Alismataceen

werden sie nur noch angelegt und gehen schnell zugrunde. Die entstehenden doppelten bis vierfachen Embryosäcke liegen stets in einer Ebene, die so orientiert ist, daß sie auf einer durch den Funikulus und die Samenanlage gedachten Ebene, der Mediane der Samenanlage, senkrecht steht. (Fig. 24.)

Daneben ist das Auftreten von zwei Archesporen, welche hintereinander gelegen sind, bei Cabomba, Butomus und Alisma beobachtet.

Zur Vergleichung der Embryosackentwicklung muß als Ergänzung die Beurteilung der gewonnenen Resultate für die Systematik hinzutreten.

Neben dem Werte für die Phylogenie, welcher in jeder vergleichenden Betrachtung liegt, scheint mir der der phylogenetischen Betrachtung des Embryosackes in seiner Entwicklung noch auf einer anderen Grundlage zu basieren, was gerade für die Monokotylen von Wichtigkeit ist. Die Besonderheiten, welche sich allgemein an einer Pflanze ausprägen, treffen Organe oder Vorgänge, welche der Anpassungsmöglichkeit zugänglich sind, ich möchte sie als ökologische oder biologische Werte bezeichnen: so bei den Monokotylen, z. B. die Anpassung an die geophile Lebensweise, die in dem Verluste des sekundären Dickenwachstums durch Cambiumtätigkeit, in Rhizom- und Knollenbildung zum Ausdruck kommt. Auf diese Erscheinungen allein wird man schwerlich ein ganzes System aufbauen können. Anderseits müssen sich dort, wo ein Anpassungszwang an die Formationen nicht herantritt, im Innern von Organen zum Beispiel, besonders deutlich die Eigentümlichkeiten der Vorfahren einer Reihe zeigen, mithin für die Phylogenie weit sicherere Anhaltspunkte sich ergeben, als bei Organen, die dem Spiel der äußeren Ursachen preisgegeben sind, ihm nachgeben, mit andern Worten sich anpassen müssen, wollen sie nicht den neuen Verhältnissen einfach zum Opfer fallen. — Auch eine andere Schwierigkeit fällt beim Embryosacke vollkommen fort: Bei äußeren, der Wirkung der Existenzverhältnisse frei ausgesetzten Organen, treten sowohl stark abgeleitete Formationen auf, neben ihnen aber auch solche, welche auf niederer Organisationsstufe stehend einen ursprünglichen Typus darzustellen scheinen. „Scheinen“, denn in vielen Fällen muß es unbeantwortet bleiben, ob wirklich ein Merkmal höheren Alters vorliegt, oder ob es sich nicht dadurch als trügerisch und irreführend erweist, daß ein Organ im Laufe seiner Entwicklung nur irgend einem, durch neue ökologische Verhältnisse bedingten Reduktionsschritte sein äußeres, es als ursprünglich charakterisierendes Aussehen verdankt, in Wirklichkeit trotzdem einer jüngeren Formation angehört. Gerade die Beurteilung des phylogenetischen Wertes einzelner Formen, ob ursprünglich oder nur aus einer schon abgeleiteten wieder reduziert, tritt bei einem Organe, welches im Innern der Pflanze liegt,

und dazu gehört der Sexualapparat, zurück und macht die Lösung der Frage nach seiner phylogenetischen Stellung leichter. Die Schwierigkeiten hingegen bei der Benutzung des Embryosackes als Merkmal für die Stellung der Pflanzen im System liegt darin, daß wir die Homologien der Embryosackteile nicht angeben können, und so vorläufig noch auf ein gewisses Tasten angewiesen sind.

Als Grundzüge für die phylogenetische Wertung des Embryosackes lassen sich vorläufig keine andern angeben als die für die Phylogenie sonst geltenden: Unbestimmte, variable Zahl von Gliedern oder Organen ist als Kriterium für Ursprünglichkeit anzusehen, Fixierung der Zahl als ein Zeichen für höher stehende Formen. Diese Gesichtspunkte werden sich auch ohne weiteres auf Entwicklungsvorgänge übertragen lassen, mannigfaltige Form und Ausbildung der Embryosäcke wird älter sein als ihre Entwicklung nach einem bestimmten, so gut wie unveränderlichen Schema. Für die Entwicklung des weiblichen Sexualapparates und dessen phylogenetischer Beurteilung kommen unter Umständen noch Anklänge an die Gametophytenentwicklung der Pteridophyten und Gymnospermen als Kriterien in Betracht.

Als erster Vergleichspunkt war die Anheftung und äußere Gestalt der Samenanlagen angegeben. Wir finden hier Übereinstimmungen zwischen den Nymphaeaceen und den Butomeen in der parietalen Anheftung und in der großen Zahl der Samenanlagen. Das ist sicherlich ein Merkmal höheren Alters, während die streng durchgeführte Einsamigkeit der Alismataceen auf eine jüngere Entwicklungsstufe hindeutet. Gemeint sind hier mit Nymphaeaceen Typen wie Nymphaea alba oder Victoria regia; Cabomba stellt mit ihrem apokarpen, aber der Zahl der Karpelle nach schon fixierten Fruchtknoten einen andern Zweig der Entwicklung dar. Brasenia hat ebenfalls zahlreiche Karpelle ohne bestimmte Zahl, welche sogar noch acyclisch angeordnet sind, beide weisen aber schon eine kleine, feste Zahl von Samenanlagen auf. Ich stelle mir die Entwicklungsgeschichte der Nymphaeaceenblüte so vor, daß sie ausgeht von einer in allen Teilen acyklisch angeordneten, apokarpen, mit zahlreichen Samenanlagen in den ebenso zahlreichen Fruchtblättern. Von diesem Typus hat sich einerseits durch Verschmelzen der Karpelle unter Beibehaltung der zahlreichen, parietal gestellten Samenanlagen der einer Nymphaea alba z. B. herausgebildet, anderseits durch Reduktion der Zahl der freien Karpelle und Fixierung der Zahl der Samenanlagen der einer Brasenia und Cabomba. Jedenfalls zeigt Cabomba noch parietale Anheftung der Samenanlagen, steht also in dieser Hinsicht den Butomeen nicht zu fern. Die Ableitung der einsamigen Karpelle bei Alisma von den vielsamigen bei Butomus und Limnocharis durch Reduktion ist wohl mit keinen Schwierigkeiten

verbunden. In dem sonstigen Bau der Samenanlagen, ihrem Anatropismus, dem Besitz von zwei Integumenten mit der gleichen Zahl von Zelllagen zeigen sich unverkennbare Übereinstimmungen, daß die bisher ungeklärte Frage nach der Homologie der Integumente, und daraus folgend: der Ursprünglichkeit der einfachen oder doppelten Anlage nicht berührt zu werden braucht.

Als charakteristisch für Monokotylen wird immer angegeben, daß die Archesporzellen als Abschluß einer axialen Zellreihe auftreten, bei Dicotylen hingegen dies nicht der Fall ist. In der Lage des Archespors und dem scharf differenzierten Bau der Monokotylenanlage kann man leicht ein Merkzeichen höherer Entwicklung erblicken gegenüber der willkürlichen Zellgruppierung der Dikotylenanlage. Es sei aber darauf hingewiesen, daß ein monokotylenähnlicher Bau bei einigen Samenanlagen der Cabomba auch beobachtet worden ist.

Was die Abgabe einer Schichtzelle angeht, welche mit Ausnahme der Alismataceen erfolgt, so sei zu ihrer Beurteilung auf eine Erscheinung bei dem Cabomba nicht so fern stehenden Nelumbium aufmerksam gemacht. Dort entsteht ein umfangreiches Parietalgewebe, welches die Aufgabe hat, die Mutterzelle tief in die Chalazaregion hinunter zu schieben. Wie Nelumbium, so besitzt auch Cabomba und Brasenia ein stark entwickeltes Nucellusgewebe. Die Schichtzellen haben bei Cabomba nicht diese Bedeutung, bei Limnocharis und Butomus mit ihrem wenig entwickelten Nucellusgewebe wäre eine derartige Tätigkeit der Schichtzellen durch Gewebebildung nicht erforderlich, und bei Alisma, wo der Nucellus, an und für sich schon klein, im Laufe der Entwicklung von dem wachsenden Embryosacke absorbiert wird, treten gar keine Schichtzellen auf. Man könnte auf den Gedanken kommen, das Auftreten von Schichtzellen mit der Größe des Nucellus in Zusammenhang zu bringen, aber zu diesem Punkte liegen noch zu wenig Beobachtungen vor, welche eine sichere Lösung dieser Frage ermöglichen könnten. Will man danach das Vorhandensein von Schichtzellen als ursprünglich, ihre Funktionslosigkeit oder gar ihr gänzliches Fehlen als abgeleitet hinstellen, so darf man sich anderseits auch der Ansicht nicht verschließen, welche die Fähigkeit der Parietalzelle, in Funktion zu treten und ein Gewebe zu bilden, erst als sekundär erworben anspricht. Aus der Homologie zu dem gleichen Organ bei der Pollenentwicklung zu schließen, ist allerdings wiederum das Vorhandensein von Schichtzellen als Merkmal von Ursprünglichkeit hinzustellen. Die Entwicklung der Schichtzellen bis zu ihrer schließlichen Absorption durch den Embryosack ist sonst genau dieselbe bei den Formen, welche sie überhaupt besitzen. Butomus, wo zuweilen Schichtzellen gebildet werden, zuweilen nicht, steht in der Mitte zwischen den Nymphaeaceen mit Limnocharis und den Alismataceen.

Bei den Entwicklungsvorgängen von der Reduktionsteilung an bis zur Bildung des primären Embryosackkernes zeigt sich entschieden bei Cabomba die größte Mannigfaltigkeit. Drei Formen der Tetradenbildung treten uns entgegen, die Tetrade der doppelten Embryosäcke, welche in ihrer Lagerung, besonders wenn man sie von der Seite betrachtet, eine unverkennbare Ähnlichkeit hat mit Tedradenbildungen bei Pteridophyten und Gymnospermen, dann die Teilung in T-Form, welche den Beobachter auch an ähnliche Formen wie Reduktion von Pollenmutterzellen erinnert, schließlich als am weitesten entwickelte Form die Tetradenbildung in gleicher Achse. Die zweite Form, die so charakteristisch ist, tritt nun auch bei allen andern untersuchten Gattungen auf und scheint mir ein systematisches Merkmal von Bedeutung zu sein. Die Erscheinung, daß bei Alisma-Echinodorus keine Wände zwischen den Makrosporen entstehen, zeigt sich organisatorisch als ein Fortschritt, immerhin behalten aber trotz des Wegfalls der trennenden Wände die Kerne ihre Individualität bei, drei werden verdrängt und absorbiert, während nur einer geeignet ist, die Funktion des Kernes im jungen Embryosacke zu übernehmen. Trotz dieser organisatorischen Verschiedenheit ist also der Vorgang bei Alisma und Echinodorus dem bei Butomus-Limnocharis etc. homolog und von ihm ableitbar. Dies Merkmal, daß drei Kerne zugrunde gehen, muß hervorgehoben werden, weil es im Pflanzenreiche Fälle gibt, wo nach Wegfall der Wände alle vier Makrosporenkerne sofort in den jungen Embryosack als Kerne eintreten. Die Verdrängung dreier Makrosporen oder ihrer isolierten Kerne ist also Gemeingut der untersuchten Pflanzen. — Bei Cabomba tritt nun noch eine besondere Eigentümlichkeit hinzu: Mehrere Makrosporen haben das Bestreben, einen Embryosack auszubilden, ihre Gleichwertigkeit lange Zeit zu wahren. Hierin erblicke ich ein Merkmal großer Ursprünglichkeit. Im Grunde genommen muß jede Makrospore, mit haploider Chromosomenzahl im Kerne ausgestattet, entwicklungs- und befruchtungsfähig sein. Aber nur eine hat gewöhnlich die Fähigkeit, auf Kosten der drei andern, mit ihr zusammen angelegten, aber nicht funktionierenden Schwestermakrosporen sich weiter auszubilden. Wo also diese noch zum Teil wenigstens entwicklungsfähig sind, dort scheint ein Kennzeichen für hohes Alter der Pflanze vorzuliegen. Wie es auch unter den Pteridophyten Fälle gibt, wo alle vier aus der Mutterzelle durch Tetradenteilung entstehenden Makrosporen entwicklungsfähig sind, und andere, wo nur eine sich nach Unterdrückung der andern ausbildet, so scheint sich in demselben Sinne diese Entwicklungsreihe bei den Angiospermen zu wiederholen. Dieselbe Erscheinung wie bei Cabomba findet sich im Pflanzenreiche nach bisherigen Beobachtungen noch einmal, bei einer Pflanze, an deren hohem Alter man schlechthin nicht zweifeln kann: bei Casuarina

(beobachtet von Treub, bestätigt von Frye). Hier tritt dieser Vorgang sogar so weit in den Vordergrund, daß überhaupt keine Makrospore resorbiert oder verdrängt wird, in sehr häufigen Fällen hingegen mehrere Makrosporen zugleich keimen und es bis auf acht Kerne, bis zur Normalzahl, bringen. In dieser fast vollkommenen Gleichwertigkeit der Makrosporen liegt ein Merkmal großer Ursprünglichkeit, welches das hohe Alter der Nymphaeaceen zu betonen geeignet ist, zugleich aber auch zeigt, daß die Monokotylen, wo diese Gleichwertigkeit der Makrosporen nicht mehr erhalten ist, einer jüngeren Entwicklungsperiode angehören.

Die weitere Entwicklung des Embryosackes geht ganz regelmäßig vor sich, eine charakteristische Gleichheit liegt noch in der Teilung des primären Embryosackkernes bei Cabomba und Limnocharis vor: sie erfolgt in einer zur Achse des Embryosackes schiefen Richtung. Inwieweit man dies als systematisches Merkmal auffassen kann, ist mir nicht möglich zu entscheiden, jedenfalls soll auf diese, gerade bei diesen Pflanzen vorkommende Ungleichmäßigkeit hingewiesen sein.

Eine der anziehendsten Erscheinungen war mir das Auftreten der doppelten bis vierfachen Archespore und der sich daraus entwickelnden Embryosäcke. Sie treten bei allen Gruppen auf, die zur Untersuchung herangezogen waren. Ihre Entstehung deckt sich überall: sie gehen alle auf ein Archespor zurück, aber nicht nur darauf beruht ihre Ähnlichkeit, sie spricht sich besonders in ihrer Lage aus, welche ganz typisch bei allen Gattungen die gleiche ist, um es kurz auszudrücken: senkrecht zur Funikulusebene. Nicht nur auf dem Vorhandensein mehrfacher Archespore beruht der Wert dieser Erscheinung für die Phylogenie dieser Gruppe, sondern auf ihrer gleichmäßigen Lage. Mehrere Archespore kommen mannigfach bei andern Familien vor, bei Fagus, Corylus, Carpinus (Miss Benson), Quercus (Conrad), Juglans (Karsten), z. T. auch bei Salix und Populus (Chamberlain), ihre Lage zur Funikulusebene aber ist, soweit bisher in Zeichnungen und Beschreibungen darauf geachtet ist, verschieden: bei Nymphaeaceen, Butomeen senkrecht zur Funikulusebene, bei Rosa livida (Strasburger) (29) in ihr, ebenfalls bei Lilium longiflorum (Miss Ferguson) (11), bei Ranunculaceen: Delphinium (Mottier) (20). Das Merkmal mehrfacher Archespore ist, wo es bei andern alten Familien vorkommt, wie die obige Zusammenstellung zeigt, — bei höher stehenden Familien: Asclepiadeen, Rubiaceen, Compositen ist das Vorkommen weit seltener — als eins von Ursprünglichkeit anzusehen, besonders wo man Ähnlichkeiten mit den Pteridophyten feststellen kann. Um so mehr muß noch die vollkommen gleichsinnige Lage bei allen in Betracht kommenden untersuchten Familien auffallen. Die Entwicklung der mehrfachen Embryosäcke reicht bei den Cabombeen und Butomeen bis etwa in

das gleiche Stadium, bei Alisma und Echinodorus sind nur noch Archespore, nie Mutterzellen oder gar Embryosäcke in Mehrzahl beobachtet worden.

Eine weitere Übereinstimmung der untersuchten Familien spricht sich in dem Vorkommen mehrerer Archespore, die hintereinander liegen, aus, daß diese nicht lange Zeit nebeneinander existieren können, wurde schon oben erörtert. Jedoch spricht auch diese Art der Vermehrung der Archespore für ein hohes Alter der Pflanzen.

Nach allem Gesagten weisen die untersuchten Arten so viel Gemeinsames auf, daß eine Ableitung einer von der andern Gruppe, der Monokotylen von den Nymphaeaceen, auf Grund der Entwicklungsvorgänge im Embryosacke wohl möglich erscheint.

Nun haben aber auch Stimmen nicht gefehlt, welche den Anschluß für die Monokotylen bei den Ranunculaceen gesucht haben. Über die Embryologie der Ranunculaceen sind wir verhältnismäßig gut unterrichtet. Ich erachte es daher für notwendig, die Embryosackentwicklung der Ranunculaceen mit der der Monokotylen einerseits und der der Nymphaeaceen anderseits kurz zu vergleichen. Ich stütze mich auf die Arbeiten von Guignard (15), Mottier (20), Prantl (21), Riddle (23), Strasburger (29). Aus ihnen ergibt sich folgendes:

1. Die Anordnung der Blütenteile z. T. acyklisch, z. T. cyklisch.
2. Freie, zahlreiche Karpelle.
3. Anheftung der Samenanlagen in zwei Reihen längs der Bauchnaht des Karpells, oder bei Einsamigkeit am Grunde der Bauchnaht median entspringend, z. T. dorsal gelagert, auch ventral vorkommend. Parietale Entstehung der Anlagen nirgends.
4. Nur ein Integument bei den meisten Formen, doppeltes Integument seltener.
5. Das Archespor häufig Produkt einer axialen Zellreihe.
6. Schichtzellen werden nicht ausgebildet.
7. Reduktionsteilung immer in der Embryosackmutterzelle stattfindend, Tetradenbildung in den weitaus meisten Fällen in der Längsachse der Anlage; in T-Form bei Ranunculus abortivus, bei Ranunculus septentrionalis; ein Übergang zwischen der geraden Anordnung und der in T-Form findet sich bei Ranunculus recurvatus (Mottier, Fig. 43). Bei Myosurus u. a. entstehen nur drei Makrosporen. Im übrigen geschieht die Tetradenbildung normal in einer Richtung. Wände zwischen den Makrosporen vorhanden, in vereinzelten Fällen entsteht zwischen den oberen Makrosporen keine Wand.
8. Keine Verdrängung der funktionslosen Makrosporen durch Wachstum einer Makrospore, sondern deren langsames Absterben; der entstehende Raum wird erst viel später, nachdem ihn die turgescenten Nucelluszellen beansprucht haben, von der wachsenden Plasmamasse

des jungen Embryosackes eingenommen. (Mottier: Fig. 8, 27, 28, 39 etc.)

9. Lage der Teilungsspindel des primären Embryosackkernes normal in der Achse der Anlage.

10. Weitere Ausbildung des Embryosackes normal, Antipoden durch ihre Größe auffallend.

11. Mehrfache Embryosäcke bei manchen Formen vorhanden, in der Funikulusebene liegend.

12. Über mehrfache, hintereinander angeordnete Archespore berichten die Verfasser nichts.

Vergleicht man diese verschiedenen Embryosacktypen miteinander, so sind sicherlich die Übereinstimmungen zwischen Monokotylen und Nymphaeaceen bei weitem größer und charakteristischer als die zwischen Ranunculaceen und Monokotylen[1]), und so scheinen mir nach allen diesen Resultaten, insbesondere auch nach denen der sonstigen Anatomie, die Monokotylen nicht unter den Ranunculaceen ihre Ahnen zu haben trotz der schönen Untersuchungen von Miss Sargant (25). Wenn Holmgren glaubt, wegen der doppelten Archespore bei Butomus und den Ranunculaceen die Monokotylen an diese anschließen zu müssen, so könnte man mit demselben Rechte die Nymphaeaceen dazu ausersehen. Und wenn Buchenau (4) der Ansicht ist, daß wegen der Insertion der Samenanlagen bei Echinodorus und Ranalisma auf der einen Seite und Ranunculus und Adonis auf der andern die Monokotylen mit Ranunculaceen in Verbindung zu bringen seien, so ist wohl die Frage erlaubt, wie er nach demselben Prinzip die Butomeen unterbringen will, denn sie sind seiner eignen Ansicht nach ursprünglicher als die Alismataceen. Hier scheitert meiner Meinung nach die ganze Hypothese einer Abzweigung der Monokotylen von den Ranunculaceen; Butomeen und Nymphaeaceen hängen wegen ihrer Flächenplacentation und den Übereinstimmungen in der Embryosackentwicklung viel enger zusammen. Zudem ist die Summe morphologischer und anatomischer Vergleichspunkte mit den Monokotylen größer bei den Nymphaeaceen als bei den Ranunculaceen.

Nach der Entwicklungsgeschichte des Embryosackes ist eine klare Reihe von den Nymphaeaceen zu den Helobiae hin zu erkennen, von der Fähigkeit, Fortpflanzungsorgane in unbestimmter Anzahl und Form, dazu noch in verschiedener Weise der Ausbildung (Tetradenformen bei Cabomba) zu entwickeln, zur Fixierung der Zahl und zur Regelmäßigkeit und Gesetzmäßigkeit in ihrer inneren Ausstattung. Und daß diese Reihe keine künstliche ist, dafür bürgen die vielen Über-

---

[1]) cf. die Zusammenstellung der Vergleichsmerkmale zwischen Nymphaeaceen, Monokotylen und Ranunculaceen am Schluß der Arbeit.

einstimmungen in den einzelnen Formen, besonders solche charakteristischen wie die T-Form der Makrosporentetrade, die Lage der mehrfachen Embryosäcke zur Funikulusebene u. a. m.

Aber noch andere Stufenfolgen der Entwicklung[1]) glaube ich feststellen zu können, ohne damit ihre sonstige Bedeutung für die Systematik unzweideutig nennen zu wollen. In der Größe des Nucellus ist bei der untersuchten Reihe eine Reduktion leicht zu erkennen: Die Cabombeen entwickeln den größten Nucellus, der der Butomeen steht ihnen an Mächtigkeit bei weitem nach, bei Alisma und Echinodorus wird er wohl angelegt, aber von dem wachsenden Embryosacke vollkommen absorbiert.

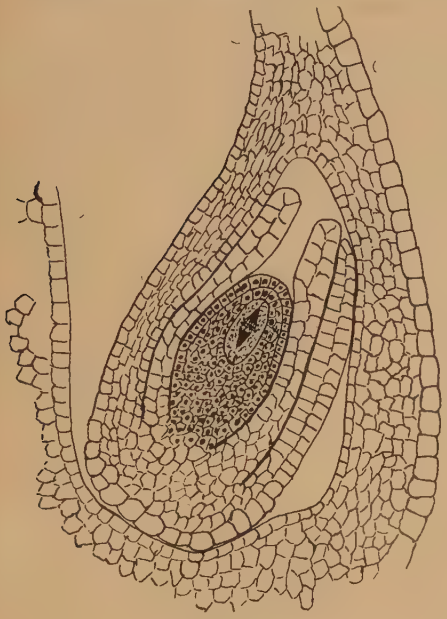


Fig. 25.
Cabomba caroliniana.
Heterotypische Reduktionsspindel.
Vergr. 125.

Fig. 26.
Butomus umbellatus.
Homöotypische Reduktionsspindeln.
Vergr. 250.

Die Tapetenzellen erreichen bei den Cabombeen ihre regelmäßigste und weitgehendste Ausbildung, die Tapetenzelle bei Butomus ist von sehr schwankender Natur, ihr Variationsvermögen tritt noch schärfer dadurch hervor, daß sie bisweilen „sämtliche morphologischen Eigenschaften einer Embryosackmutterzelle übernehmen kann.“ Bei Alisma und Echinodorus ist ihre Bildung überhaupt unterblieben.

Im Verlauf der Reduktions- und Tetradenteilung erfolgt eine Wandbildung bei Cabomba, bei Butomus variierend, bei Alisma nicht.

[1]) cf. Tabelle: Entwicklungsreihen, S. 43.

Der Zeitpunkt der in der Embryosackmutterzelle eintretenden Reduktion im Verhältnis zur Ausbildung des Nucellus und der Integumente ist auch charakteristisch. Die Integumente haben sich bei Cabomba bereits über dem Nucellus fast geschlossen, wenn die Reduktion eintritt (Fig. 25), bei Butomus haben sie etwa die Spitze des Nucellus erreicht (Fig. 26), bei Alisma stehen sie noch vollkommen in jungen Stadien der Entwicklung (Fig. 21). Inwieweit diese Vergleichspunkte als Merkmale von Entwicklungsstufen dienen können, kann ich nicht feststellen. Bei der zuletzt angegebenen Beobachtung, der langsamen Reifung des weiblichen Sexualapparates im Vergleich zum Auswachsen der ihn einschließenden Teile — sie kann bei Cabomba keine Folge der Degeneration des Gynaeceums sein, wie es sonst wohl Regel ist, daß Organe, welche verkümmern, auch verspätet angelegt werden; bei der fruktifizierenden Cabomba aquatica und Brasenia erfolgt die Anlage der Reduktionsspindeln genau so spät wie bei Cabomba caroliniana — erinnert man sich unwillkürlich an ähnliche Vorgänge bei den Gymnospermen. Vielleicht sind auch diese Erscheinungen entwicklungsgeschichtlich von Bedeutung.

Daß Butomus, Alisma, überhaupt die niederen Monokotylen, direkt an Cabomba anzuschließen und von ihr abzuleiten sind, soll mit allem Auseinandergesetzten natürlich nicht gesagt sein. Vielmehr stelle ich mir den Ausgangspunkt sowohl für die Reihen der apokarpen und synkarpen Nymphaeaceen, ebenso wie für die Monokotylen, als eine Pflanze vor mit zahlreichen Blütenteilen in acyklischer Stellung, mit apokarpen Fruchtblättern, in denen zahlreiche Samenanlagen parietal, wie jetzt noch bei den synkarpen Nymphaeaceen, vorhanden waren. Daß Cabomba direkt mit Alisma z. B. zusammenhängt, was nach äußeren Anzeichen leicht zu vermuten wäre, dagegen spricht schon die bereits vollkommen fixierte Zahl der Blütenteile bei Cabomba, außerdem die Ausbildung des Perianths: Bei Cabomba ein Perigon, bei Alisma in Kelch und Krone geschieden. Allerdings sind ja der pentacyklische Bau der Cabombablüte, der sympodiale Bau des Rhizoms mit monopodialen Blütensprossen Merkmale, welche Cabomba garnicht weit von den Monokotylen stehend erscheinen lassen. Ob man diese Ursprungsgruppe, von denen sich die beiden Entwicklungsreihen — apokarpe Nymphaeaceen und niedere Monokotylen — in verschiedenen Richtungen entfernen, Proranales nennen will, wie einzelne Forscher angegeben haben, und in diese auch den Ursprung der Ranunculaceen hineinverlegen will, soll hier nicht weiter erörtert werden, ist auch für die zu behandelnde Frage erst von sekundärem Interesse.

Ich glaube nicht, mit dieser Untersuchung das letzte Wort zur Phylogenie der Monokotylen gesprochen zu haben. Unsere Kenntnisse vom Embryosack und seinen Teilen, seiner eigenen phylogenetischen

Entwicklung, seinen Homologien, sind noch zu wenig umfassend, um eine endgültige Lösung der Frage nach dem Ursprung der Monokotylen, gegründet auf der Entwicklungsgeschichte ihres Embryosackes, zu bieten. Erst wenn sich Richtlinien zeigen, Vergleiche der Embryosackentwicklung in andern engeren und weiteren Angiospermenfamilien, wird man auch über diese Frage zu größerer Klarheit kommen. Den ähnlichen Zweck würden die vergleichenden Studien über Anlage und Entwicklung der Archegone bei den Gymnospermen und Pteridophyten haben. Eines scheint mir aber aus den Untersuchungen doch hervorzugehen, daß es möglich ist, den Embryosack zu phylogenetischen Studien zu verwenden, daß es auch bei diesem Organe der Pflanze gelingt, ursprüngliche und abgeleitete Formen festzustellen. Freilich, „die Daten, auf die wir unsere Meinungen basieren, sind stets ungenügend, aber die Bildung solcher Meinungen führt meistens zu neuen Untersuchungen und ist notwendig zum Fortschritt“. Eine völlige Vernachlässigung des Sexualapparates in der Phylogenie der Angiospermen ist jedenfalls ebenso untunlich, wie die Durchführung des andern Extrems, auf ihn allein ein System aufzubauen. Nur aus der Berücksichtigung aller Merkmale, auch der des Sexualapparates, wird schließlich ein wahrhaft natürliches System sich ergeben.

Zusammenstellung der Vergleichsmerkmale

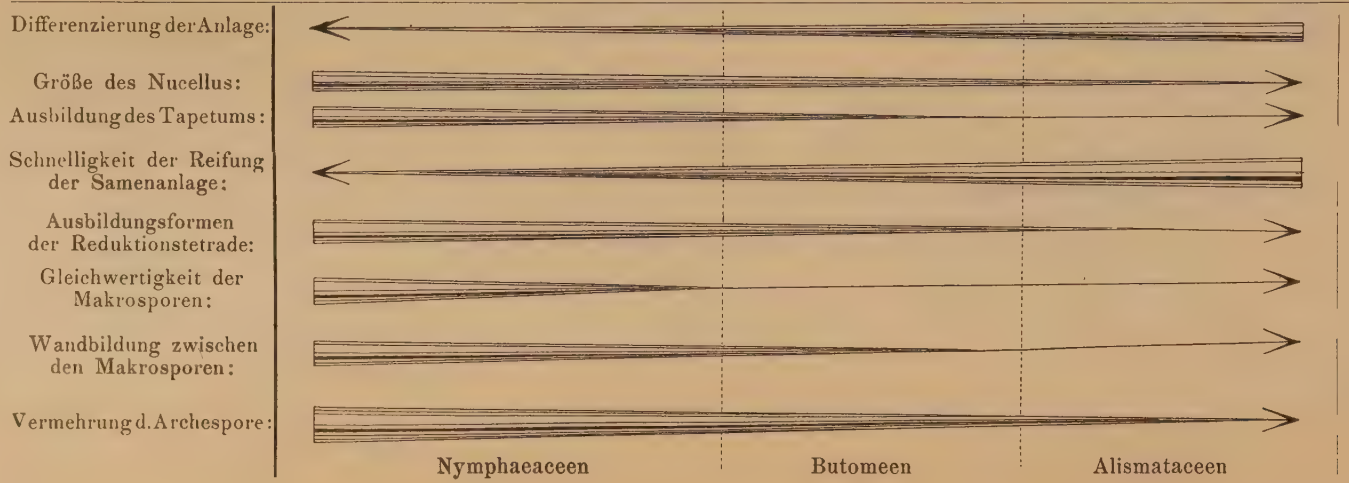
zwischen

Beobachtungen von:	apokarpen Nymphaeaceen Raciborski, Cook, Nitzschke	Helobiae Butomeen Ward, Holmgren, Nitzschke	Helobiae Alismataceen Schaffner, Nitzschke	Ranunculaceen Guignard, Mottier, Prantl, Riddle, Strasburger
Anheftung der Anlage im Karpell:	parietal		am Grunde entspringend	zwei Reihen längs der Bauchnaht, am Grunde entspringend, median, niemals parietal
Lage der Samenanlage a) zum Funiculus:	anatrop			
b) zur Placenta:	dorsal			dorsal, ventral
Integument:	zweifaches			selten zweifaches, meistens einfaches
Lage des Archespors:	selten Abschluß einer axialen Zellreihe	immer Abschluß einer axialen Reihe		oft Abschluß einer axialen Reihe
Parietalzellen:	in großer Anzahl vorhanden	In kleiner Anzahl vorhanden, Butomus bisweilen fehlend (Holmgren)	fehlend (Nitzschke)	fehlend
Reduktionsteilung:	in der Embryosackmutterzelle stattfindend			
a) Formen:	drei: 1) Tetrade bei doppelten Embryosäcken 2) " " einfachen " 3) " " " " (Nitzschke)	zwei: meistens: (Holmgren Nitzschke) selten: (Holmgren)	eine: (Nitzschke)	Ranunculus abortivus, R. septentrionalis R. recurvatus meistens · Myosorus u. a. nur 3 Zellen (Straßburger)
b) Wandbildung zwischen den Makrosporen:	feste Wände	meistens feste Wände (Holmgren, Nitzschke) z. T. nicht völlige Ausbildung, gänzliches Fehlen	keine Wände (Nitzschke)	vorhandene Wandbildung. selten: Fehlen der Wände zwischen oberen Makrosporen

sackes übernimmt:	zwei lange Zeit gleichwertig (Nitzschke)	Nitzschke) Limnocharis oft vorletzte (Nitzschke)	(Nitzschke)	unterste Makrospore
Resorption der funktionslosen Makrosporen:	durch Wachstum einer Makrospore (Verdrängung)			Keine Verdrängung, sondern Absterben der Makrosp. (Mottier)
Teilung des primären Embryosackkernes:	45° zur Anlagenachse (Nitzschke) Butomus unbekannt		in Achse der Anlage	
Weitere Ausbildung des Embryosackes: a)	regelmäßig in drei Teilungsschritten			
b)	Reduktion der Antipoden bemerkbar, daher bisweilen Zellen, bisweilen Kerne (Nitzschke)			keine Reduktion, sogar mächtige Zellen
Vermehrung der Archespore a) nebeneinander:	Archespore → Embryosäcke (Holmgren, Nitzschke)		nur Archespore (Nitzschke)	Archespore → Embryosäcke (Mottier u. a.)
α) Bildung:	durch transversale Teilung des primären Archespors (Ranunc. nichts berichtet, jedoch sicher ebenso).			
β) Lage:	senkrecht zur Funikulusebene (Nitzschke)			in Funikulus-ebene liegend Strasburger, Mottier.
b) hintereinander liegend:	vorhanden (Holmgren, Nitzschke)			niemals beobachtet

Entwicklungsreihen.

Anmerkung: Die Spitze des Pfeiles deutet eine Abnahme des Wertes an, die einfache Linie den Wert 0.



Literaturnachweis.

1. Bessey, C.E., Phylogeny and Taxonomy of the Angiosperms. Bot. Gaz. 24 1897.
2. Buchenau, Über die Richtung der Sammenknospe bei den Alismataceen. Pringsh. Jahrb. VII. 1868.
3. — Beiträge zur Kenntnis der Butomaceen, Alismaceen, Juncaginaceen. Engl. Jahrb. II. 1882.
4. — Alismataceen. In Englers Pflanzenreich. Heft 16. 1903.
5. Conard, H. S., The Waterlilies. Carnegie-Stiftung, Washington 1905.
6. Cook, M. Th., The embryogeny of some Cuban Nymphaeac. Bot. Gaz. XLII. 1906
7. Engler-Prantl, Natürliche Pflanzenfamilien.
8. Engler, Das Pflanzenreich.
9. Engler, Die systematische Anordnung der monokotylen Angiospermen. Abh. d. k. Akad. d. Wiss. Berlin, phys.-math. Kl. Abt. II. 1892.
10. A. Ernst, Zur Phylogenie des Embryosackes der Angiospermen. Ber. d. D. bot G. 26a. 1908.
11. Ferguson, Two Embryosac Mother cells in Lilium longiflorum. Bot. Gaz. 31. S. 369.
12. Fritsch, K., Stellung der Monokotylen. Englers Jahrbücher 34. Beibl. 79, 22. 1908.
13. Goebel, Pflanzenbiologische Schilderungen.
14. — Vergleichende Entwicklungsgeschichte der Pflanzenorgane. 1883.
15. Guignard, Recherches sur le sac embryonaire des Phanerogames angiospermes, Ann. d. Sc. nat. Ser. 6. 13. 1882.
16. Hall, An embryological study of Limnocharis emarginata. Bot. Gaz. XXXIII. 1902.
17. Holmgren, Zur Entwicklungsgeschichte von Butomus umbellatus Svensk Botan. Tidskrift Bd. 7, 1. 1913.
18. Lötscher, P. K., Über Bau und Funktion der Antipoden in der Angiospermen-Samenanlage. Flora 94. 1905.
19. Lyon, H. H., Observations on the embryogeny of Nelumbo. Minnesota bot. stud. II. Part. 5. 1901.
20. Mottier, Contributions to the embryology of the Ranunculaceae. Bot. Gaz. 20, 1895.
21. Prantl, K., Beitrag zur Morphologie und Systematik der Ranunculaceen. Engl. Jahrb. 9. 1888.
22. Raciborski, Beiträge zur Kenntnis der Cabombeen und Nymphaeaceen. Flora 78. 1894. S. 244 ff. Flora 79. Ergb. S. 92 ff.
23. Riddle, Development of the Embryosac and Embryo of Batrachium. Ohio Nat. V, 8. 1905.

24. Sargant, E., The evolution of monokotyledons. Bot. Gaz. 37. 1904.

25. — A theory of the origin of Monokotyledons founded on the structure of their seedlings. Ann. of. Bot. 17. 1903.

26. Schaffner, J. H., Embryosac of Alisma Plantago. Bot. Gaz. XXI. 1896.

27. — Some morphological pecularities of the Nymphaeaceae and Helobiae. Ohio Nat. IV, 4. 1904.

28. Solereder, Systematische Botanik der Dicotyledonen.

29. Strasburger, Angiospermen und Gymnospermen. 1879.

30. — Beitrag zur Kenntnis von Ceratophyllum submersum. Pringsh. Jahrb. XXXVII, S. 510. 1902.

31. Ward, H. Marshall, A Contribution to our knowledge of the Embryosac in Angiosperms. Journ. of Linn. Soc. 1880. XVII.

32. Wettstein, R. R. v., Handbuch der systematischen Botanik. 1911.

33. Winkler, Hans, Über Parthenogenesis und Apogamie im Pflanzenreich. Progressus rei bot. II. 1908.

34. York, H. H., The embryosac of Nelumbo. Ohio Nat. IV, 8. 1904.

Lebenslauf.

Johannes, Hermann, Gotthilf, Paul Nitzschke, evangelischer Konfession, preußischer Staatsangehörigkeit, wurde am 9. August 1890 auf dem Petersberge bei Halle a. S. als Sohn des Pfarrers Paul Nitzschke und seiner Ehefrau Elise, geb. Leopold, geboren. Den ersten Unterricht empfing ich von meinem Vater; in Wettin a. S., wohin mein Vater 1898 versetzt wurde, besuchte ich die Bürgerschule, die ich 1902 nach Absolvierung der ersten Klasse verließ. Während dieser Zeit war ich von meinem Vater für die Quarta eines Gymnasiums vorbereitet. Ich besuchte seit 1902 die Lateinische Hauptschule der Franckeschen Stiftungen zu Halle, wo mir Ostern 1909 das Zeugnis der Reife zuerkannt wurde. Nachdem ich zuerst zwei Semester in Straßburg und Halle alte Philologie und Geschichte studiert hatte, wandte ich mich dem Studium der Naturwissenschaften zu. Meine Lehrer waren:

Abert, Bechtel, Boeke, Breßlau, Brüel, Dorn, Fester, Fehr, Fitting, Gillot, Goldschmidt, Gutzmer, Haecker, Japha, Karsten, Kern, Krueger, Laqueur, Menzer, Nebert, v. d. Pfordten, Polaczek, Pringsheim, Robert, Ruhland, Scupin, Stammler, Uphues, Vorländer, Wangerin, Wundt.

Allen meinen hochverehrten Lehrern bin ich für die mannigfachen Anregungen, die ich in ihren Vorlesungen und Übungen empfing, zu großem Danke verpflichtet. Herrn Prof. Dr. G. Karsten, in dessen Institut die vorliegende Arbeit entstand, möchte ich für die vielen Anregungen und das lebhafte Interesse, mit dem er den Fortgang der Arbeit begleitete, meinen tiefgefühlten Dank ergebenst aussprechen. Auch Herrn Dr. Pringsheim danke ich für so manche liebenswürdige Unterstützung.